

UNTERSUCHUNGEN ZUM AGGREGATIONSVERHALTEN
DER FEUERWANZEN
(HETEROPTERA: PYRRHOCORIDAE)

Kurt Seifert

1978



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Untersuchungen zum Aggregations-
verhalten der Feuerwanzen
(Heteroptera: Pyrrhocoridae)

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereiches Biologie der
Ludwig-Maximilians-Universität
München

vorgelegt von
Kurt Seifert
aus Pöcking
München 1978



1. Berichterstatter: Prof. Dr. M. Renner

2. Berichterstatter: Prof. Dr. O. Siebeck

Tag der mündlichen Prüfung: 11. Mai 1978

Meinen Eltern gewidmet

INHALT

	Seite
A. EINLEITUNG	1
B. BEOBSACHTUNGEN ZUR BIOLOGIE VON P. APTERUS	4
C. DAS KONTAKTVERHALTEN	8
D. UNTERSUCHUNGEN ZUM AGGREGATIONSVERHALTEN	11
I. Material und Methode	11
1. Zucht	11
2. Versuchsraum und Versuchsarena	12
3. Die Bestimmung des Aggregationsgrades	13
II. Versuche zum Aggregationsverhalten	14
1. Änderung der Aggregation während der Ontogenese	14
2. Der Einfluß des Ernährungszustandes auf den Aggregationsgrad	17
3. Der Einfluß des Gesichtsinnes auf den Aggregationsgrad	18
4. Beeinflussung der Aggregation durch Entfernen der olfaktorischen Rezeptoren	20
5. Der Einfluß der Individuendichte auf die Aggregation	21
6. Diskussion	24
E. BEOBSACHTUNGEN UND VERSUCHE ZUM EINFLUSS VON TEMPERATUR UND LICHT AUF AGGREGATIONEN VON FEUERWANZEN	26
I. Der Einfluß von Strahlungswärme auf die Clusterbildung	27
II. Die Rolle der Lichteinstrahlung bei der Clusterbildung	28
1. Methode	29
2. Ergebnisse	30
III. Der Einfluß der Temperatur auf den Aggregationsgrad in einer uniformen Umgebung	32
1. Methode	32
2. Ergebnisse	33
IV. Diskussion	35
F. DER EINFLUSS VON PHEROMONEN AUF DAS AGGREGATIONSVERHALTEN	38
I. Untersuchungen zur Wirkung eines Aggregationspheromones	38
1. Vorversuche zur Wirkung des Aggregationsduftstoffes	39

2. Gewinnung des Duftstoffes	40
3. Die Wirkung des Duftstoffes auf Imagines	40
a. Methode	40
b. Ergebnisse	41
4. Versuche zur Aggregationsbildung von Larven I und II an bedufteten Filterpapierblättchen	43
a. Methode	43
b. Ergebnisse	44
5. Reaktion von Larven I auf den Duft von Männchen, Weibchen und Larven	46
6. Attraktionswirkung von Extrakten aus beduftetem Filterpapier	47
7. Die Hautdrüsen der Feuerwanzen	49
8. Sind die Sekrete der dorsoabdominalen Drüsen am Aggregationsverhalten beteiligt?	50
a. Methode	50
b. Ergebnisse	51
9. Diskussion	53
II. Untersuchungen zur Wirkung eines Alarmpheromons	55
1. Vorversuche zum Alarmpheromon	55
2. Biotest zur Wirkung des Alarmpheromons	56
a. Methode	57
b. Ergebnisse	58
3. Vergleich der Alarmpheromonreaktion verschiedener Altersstufen	61
4. Vorläufige Untersuchungen zur Chemie des Alarmpheromons	63
5. Diskussion	64
G. UNTERSUCHUNGEN ZUM SEXUALVERHALTEN VON P. APTERUS	66
I. Beschreibung des Kopulationsverhaltens	66
II. Die Reaktion kopulationsbereiter Männchen gegenüber verschiedenen Testobjekten	68
1. Methode	68
2. Ergebnisse	71
III. Diskussion	74
H. EINIGE ÜBERLEGUNGEN ZUR BIOLOGISCHEN BEDEUTUNG DER FEUERWANZENAGGREGATIONEN	76
I. ZUSAMMENFASSUNG	78
LITERATUR	80

A. EINLEITUNG

Viele Tierarten, besonders Insekten, leben gesellig und bilden, zumindest während bestimmter Lebensabschnitte Aggregationen. Diese können mehr oder weniger zufällig zustande kommen, als Reaktionen auf Umweltfaktoren wie Licht, Schatten, Feuchtigkeit und Nahrungsangebot (W.C. ALLEE 1931). Ebenso sind Reaktionen zwischen Einzelindividuen, soziale Verhaltensweisen also, als Ursachen für Aggregationen möglich.

Als bekanntestes Beispiel sozialer Aggregationen bei Insekten sind die Staaten der eusozialen Hymenoptera und Isoptera zu nennen. Neben diesen hochorganisierten Staatsgebilden besteht im Insektenreich ein großes Spektrum graduel unterschiedlicher sozialer Zusammenschlüsse (E.O. WILSON 1974). In vielen Insektenordnungen gibt es Arten, die ständig oder zeitweise Aggregationen aus gleichberechtigten Individuen bilden, beispielsweise bei den Saltatoria (J.S. KENNEDY 1939; P.E. ELLIS 1953, 1956, 1959, 1962; R.F. CHAPMAN 1955; M.J. NORRIS 1963; I. HASKELL 1966; S. GILETT 1968; B. UVAROV 1977), Lepidoptera (D.B. LONG 1955), Collembola (H.A. VERHOFF et al. 1977), Blattaria (S. ISHII u. Y. KUWAHARA 1968; S. ISHII 1970), Coleoptera (W.R. HENSON 1961; T. EISNER u. F.C. KAFATOS 1962; K.S. HAGEN 1962; T. KAUFMANN 1966; W. TANNERT u. B.C. HIEN 1973; J.P. VITE 1976) und Aphidina (A. IBBOTSON u. J.S. KENNEDY 1951; G. TAMAKI et al. 1970; R.H. KAY 1976; N.A.C. KIDD 1976 1/2).

Auch viele Wanzenarten treten ständig oder zeitweise in Verbänden auf. Schon lange bekannt sind die Schwarmgesellschaften des Zwergrückenschwimmers, Plea minutissima und die Wandergesellschaften der Corixiden (H. WEBER 1930). Die Imagines der sudanesischen Pentatomidenart Agonoscelis versicolor suchen während ihrer Ruheperiode in großen Gesellschaften den Schatten von Bäumen auf (F.G. SAREL-WHITFIELD 1929). Bei vielen Pentatomiden zeigen die jüngeren Larvenformen eine hohe Aggregationsneigung z.B. bei Eurydema rugosa, E. pulchra und Nezara viridula (T. ISHIWATARI 1976). Taktile und olfaktorische Reize führen bei der Bettwanze zur Ausbildung dichter Verbände, die sich bevorzugt in Rit-

zen und Höhlungen bilden (R. MARX 1955; H.Z. LEVINSON u. A.B. BAR ILAN 1971). J. BONGERS (1968) beschreibt die starke Aggregationsneigung von Oncopeltus fasciatus Dall. (Lygaeidae). Im Zuge einer Studie über die räumliche Verteilung von Acanthomia tomentosicollis (Coreidae) stellten R.J. EGWUATU u. T.A. TAYLOR (1976) fest, daß diese Wanzen in hohem Maße aggregierten. Larven und Imagines der Baumwollwanze, Dysdercus intermedius (Pyrrhocoridae), einer nahen Verwandten der Feuerwanze (Pyrrhocoris apterus L.), bilden sowohl unter Versuchsbedingungen als auch im Freiland dichte Aggregationen (A. YOUDEOWEI 1966, 1967).

Die Tatsache, daß Feuerwanzen häufig gesellig auftreten ist schon lange bekannt (P. MAYER 1874). Erwähnt werden diese, oft als Fraßgesellschaften bezeichneten Aggregationen auch bei O. MEIBNER (1908), H. WEBER (1930), O. MITCHALK (1938), E. WAGNER (1949), A.M. MASSEE (1954), W. SCHWOERBEL (1956) und W. TISCHLER (1959).

Die Feuerwanze war und ist ein beliebtes Untersuchungsobjekt für Zoologen der verschiedensten Arbeitsgebiete. Es verwundert dabei etwas, daß dem so überaus auffälligen Aggregationsverhalten bisher so wenig wissenschaftliche Aufmerksamkeit zuteil wurde. Nach DEGENER (1918) beruht die Aggregation der Feuerwanzen darauf, daß sie einem gemeinsamen Eihaufen, der sich oft aus mehreren Gelegenen verschiedener Mütter zusammensetzt, entstammen. Diese zufälligen Assoziationen sollen später durch das Ausbilden einer Symphagie (Fraßgesellschaft) aufrechterhalten werden. J. BONGERS (1968) beschreibt Aggregationen in Feuerwanzenzuchten und bezeichnet sie als subsoziale, temporäre Assoziationen. Experimentell wurde erstmals von H. HELLWIG u. W. LUDWIG (1951) versucht die Möglichkeiten der Arterkennung bei P. apterus zu ergründen.

Ziel meiner Arbeit war es, das Aggregationsverhalten der Feuerwanzen zu untersuchen. In Verhaltenstests sollten die Ursachen für das Zustandekommen bzw. die Auflösung der Aggregationen aufgeklärt werden. Ganz besonders interessierte die Möglichkeit der Beteiligung von Duftstoffen an der Organisation der Aggregationen. Nicht zuletzt sollten durch meine Untersuchungen auch Rückschlüsse auf

die biologische Bedeutung des Aggregationsverhaltens möglich gemacht werden.

Definitionen

J.S. KENNEDY (1939) definierte Aggregationen bei Schistocerca gregaria als "grouping of concentrated individuals in contact with each other so that fellow individuals assume an increasingly important part in the sensory experience of each locust." Kontakt ist jedoch nach W.C. ALLEE (1931) keine notwendige Bedingung für eine Aggregation. C.P. FRIEDLANDER (1965) unterscheidet bei Isopoden beispielsweise zwei Aggregationsarten. Er bezeichnet es als "Bunching" wenn sich die Tiere übereinander legen und als "Grouping" wenn sich die Einzelindividuen zwar nahe beisammen aber nebeneinander niederlassen.

Für E.O. WILSON (1975) stellt die Aggregation eine soziale Kategorie dar. Er definiert sie sehr weit, als Gruppe von Individuen derselben Art, die am gleichen Ort versammelt sind. Eine innere Organisation sowie kooperatives Verhalten ist nicht gegeben.

Die Aggregation der Feuerwanze möchte ich in Anlehnung an die Definition von J.S. KENNEDY und C.P. FRIEDLANDER folgendermaßen bezeichnen: Aggregationen sind Ansammlungen von Individuen die in direktem körperlichen Kontakt miteinander stehen; sie können sowohl nebeneinander als auch übereinander liegen. Synonym mit der Bezeichnung "Aggregation" gebrauche ich das englische Wort "Cluster" (Haufen, Traube).

B. BEOBSACHTUNGEN ZUR BIOLOGIE VON P. APTERUS

Feuerwanzen findet man relativ häufig in der Umgebung alter Bestände von Winterlinden oder von Ulmen, und zwar immer in grösserer Anzahl. Das auffällige dabei ist, daß die Einzeltiere in überaus engen Kontakt treten.

In den Jahren 1973 - 75 habe ich Feuerwanzen im Park des Nymphenburger Schlosses über einen längeren Zeitabschnitt beobachtet. Die Tiere sind dort nur in einem bestimmten Areal (Abb. 1) anzutreffen.



Abb. 1: Feuerwanzenbiotop im Nymphenburger Park/München.

Die Verteilung der Wanzen in diesem Biotop ändert sich Jahreszeitlich. Im Frühjahr, gewöhnlich schon ab Anfang März fand ich, nach den ersten warmen Tagen, adulte Wanzen in dichten Clustern auf der südlichen Stammbasis der Linden an der Nordseite des Kanals. Die Aggregationen bilden sich dort vornehmlich in oder an Substratunebenheiten wie Höhlungen in der Stammbasis, Rindenritzen und auf kleinen Erhebungen der Rinde (Abb. 2,3). Meist bevorzugen die Feuerwanzen die Sonnenseite.



Abb. 2: Dichter Cluster sich sonnender Imagines von *P. apterus* an einer Stammbasis (s.S. 4).



Abb. 3: Cluster aus 9 adulten Feuerwanzen auf einer kleinen Rindenerhebung.

Die Tiere sind zu dieser Jahreszeit noch recht inaktiv. Nur vereinzelt sieht man herumlaufende Individuen; die überwiegende Anzahl der Wanzen sitzt eng aneinander gedrängt, teilweise sich gegenseitig überschichtend, bewegungslos in der Sonne. Zu diesem Zeitpunkt trifft man nur vereinzelt Tiere bei der Nahrungsaufnahme an.

Mit dem Beginn der Paarungszeit gegen Ende März, Anfang April werden die Tiere beweglicher; die Cluster an der Stammbasis lockern sich auf. Nun findet man schon viele Individuen, zum Teil kopulierend, im Gras der Hangstufe (Abb. 1) und mehrere Meter von den Linden entfernt, meist in lockeren Verbänden. Mit fortschreitender Kopulationsaktivität nimmt die Wanzenzahl an der Stammbasis immer mehr ab, vor allem die optisch so auffälligen, dichtgepackten Cluster sind zu diesem Zeitpunkt verschwunden. Nun trifft man auch vermehrt Grüppchen saugender Wanzen an. Bevorzugt werden Lindensamen angestochen und ausgesaugt, gelegentlich jedoch auch tote Insekten oder Regenwürmer. Selten sieht man einzeln saugende Tiere. Verschiedentlich beobachtete ich Gruppen von Wanzen, die am selben Samen saugten, obwohl mehrere Samen verfügbar waren.

Im April und Mai erfolgt die Eiablage im lockeren Erdreich der Hangstufe. Diese ist nach Süden geneigt und stellt an sonnigen Tagen mit Sicherheit eine der wärmsten Stellen der Umgebung dar. Ähnliche Lokalitäten fand W. SCHWÖRDEL (1956) in einem Weinbaugebiet bei Tübingen vor. Auch dort diente eine stark sonnenbestrahlte Mauerstufe, die in ca. 10 m Entfernung zu einer Linde lag, als Eiablageplatz. Die Weibchen graben sich kurz vor der Eiablage Höhlungen in die Erde, groß genug um das Abdomen aufzunehmen und legen darin ihre Eipakete ab. Die Höhlenöffnung wird anschließend wieder sorgfältig mit kleinen Erdstückchen zugescharrt. Der Vorgang wird von F. SEIDEL (1924) eingehend beschrieben. Dieser Schutz der Eier ist sogar gegen die eigenen Artgenossen notwendig. Wiederholt konnte ich beobachten, daß Wanzen, entdeckten sie ein Gelege, die Eier anstachen und aussaugten.

Nach Beschreibungen W. TISCHLERS (1959) kommt es in vielen Fällen zu mindestens zwei Eiablagen pro Weibchen; zwischen den Ablagen finden bis zu 5 weitere Kopulationen statt. Die Gelegegröße schwankt nach meinen Erfahrungen zwischen 20 und 50 Eiern. W. SCHWOERBEL (1956) spricht von etwa 30, F. SEIDEL (1924) von 30 - 40 Eiern, während W. TISCHLER (1959) in Einzelfällen bis zu 55 Eier pro Gelege zählte. Je nach Witterungsbedingungen findet man Anfang bis Mitte Mai die ersten Tiere des 1. Larvenstadiums. Die Junglarven bleiben vom Schlupf an oft direkt am Ort der Eiablage zusammen und bilden "Brutcluster", die aus den Individuen eines oder mehrerer benachbarter Gelege bestehen (Abb. 4). Die Larven häuten sich insgesamt fünfmal. Kurz vor Beginn seiner Häutung entfernt sich das betreffende Tier vom Cluster. Nur diese Absonderung schützt es vor den Attacken seiner Artgenossen; wird es entdeckt so wird es meist angestochen und ausgesaugt.

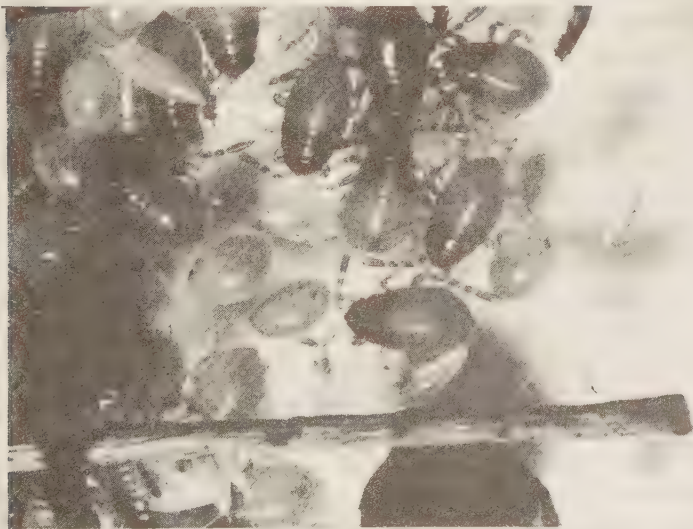


Abb. 4: Brutcluster aus frisch geschlüpften Larven I zwischen Eiern und leeren Eischalen.

Ende Juli konnte ich bereits die ersten imaginalen Wanzen beobachten. Ende August haben die meisten Tiere das Imaginalstadium erreicht. Die Zahl der Wanzen an der Lindenbasis nimmt nun allmählich wieder zu. Anfang Oktober sind fast alle Individuen im unmittelbaren Bereich der Lindenbasis auf engem Raum versammelt und bilden dichte Cluster. Dort findet man sie auch im Winter unter welkem Laub und Mulm versteckt.

G. DAS KONTAKTVERHALTEN

Ein Vergleich der Wanzen in meiner Zucht (s. S. 11) mit den im Freiland beobachteten Feuerwanzen ergab eine weitgehende Übereinstimmung grundlegender Verhaltensmuster. Auch in den Zuchtbehältern fällt die überaus starke Neigung der Wanzen auf, Aggregationen mit Artgenossen einzugehen. Kristallisationspunkte für diese Wanzencluster können alle Arten von Substratunebenheiten sein, Ecken, Winkel zwischen Zuchtgefäßboden und Seitenwänden, Falten im Filterpapier etc. Auch einzelne, ruhende Wanzen sind bevorzugte Aggregationszentren.

Bei der Begegnung zweier oder mehrerer Wanzen spielt der Antennenkontakt eine wesentliche Rolle. Sofort beim Aufeinandertreffen beginnt ein lebhaftes gegenseitiges Betasten. Der gesamte Körper des Partners ist Kontaktfläche für die Fühler. Häufig besteigt einer der beiden Partner den Artgenossen und betastet ihn dabei ständig mit den Antennen. Oftmals dauern die Kontakte nur wenige Sekunden, dann trennen sich die Tiere wieder. Folgen jedoch auf anfängliche, kurze Antennenkontakte alsbald längerdauernde Tast- und Aufsteigephasen, so handelt es sich um aggregationsbereite Tiere. Zuweilen konnte ich beobachten, daß Wanzen versuchten, unter den Kontaktpartner zu kriechen. Vereinzelt kommt es auch zu Tastversuchen mit der Spitze des Rostrums auf der Körperoberfläche anderer Wanzen.

Im Zusammenhang mit den Clusterbildungsverhaltensweisen nimmt

die Bewegungsaktivität der Wanzen laufend ab. Zuletzt liegen die Tiere mit angezogenen Beinen völlig ruhig neben- oder übereinander. Sie berühren dabei mit der Ventralseite den Boden oder darunterliegende Artgenossen. Bevorzugt sind Stellungen welche die größtmögliche Kontaktfläche mit anderen Wanzen gewährleisten. Neu hinzukommende Einzeltiere versuchen meist ins "Innere" einer Aggregation zu gelangen. Es kommt dabei oft zur Ausbildung mehrerer, übereinandergeschichteter Wanzenlagen. Ich habe diese Ansammlungen völlig inaktiver Tiere als "Ruhecluster" bezeichnet (Abb. 5). Besonders stabile und individuenreiche Ruhecluster konnte ich abends und nachts beobachten. Eine andere Art der Aggregationsbildung erfolgt, wenn die Wanzen Nahrung aufnehmen. Zu einzeln saugenden Feuerwanzen gesellt sich bald der eine und andere Artgenosse hinzu und versucht in den selben Lindensamen einzustechen. Innerhalb weniger Minuten hat sich ein "Fraßcluster" gebildet (Abb. 6), wobei die einzelnen Tiere oft sternförmig um den Samen angeordnet sind. Sobald die Nahrungsaufnahme beendet ist, löst sich der Fraßcluster wieder auf.

Ein Nachlassen der hohen Toleranz gegenüber den Artgenossen konnte ich zuweilen bei saugenden Wanzen, die vorher längere Zeit gehungert hatten, feststellen. Diese versuchten dann andere Wanzen durch ruckartige Schüttelbewegungen des gesamten Körpers zu vertreiben oder warfen aufsteigende Artgenossen einfach ab. Ähnliches Verhalten zeigten Wanzen, die von anderen längere Zeit an der gleichen Stelle mit dem Rostrum betastet wurden, als Abwehrreaktion.

Abweichend vom hier beschriebenen Aggregationsverhalten ist das Kontaktverhalten kopulationsbereiter Imagines. Diese Tiere sind sehr aktiv, die Neigung zur Clusterbildung ist erheblich herabgesetzt.



Abb. 5: Dichte Ruhecluster aus Larven IV und V auf gefaltetem Filterpapier im Zuchtbehälter (s.S. 9).

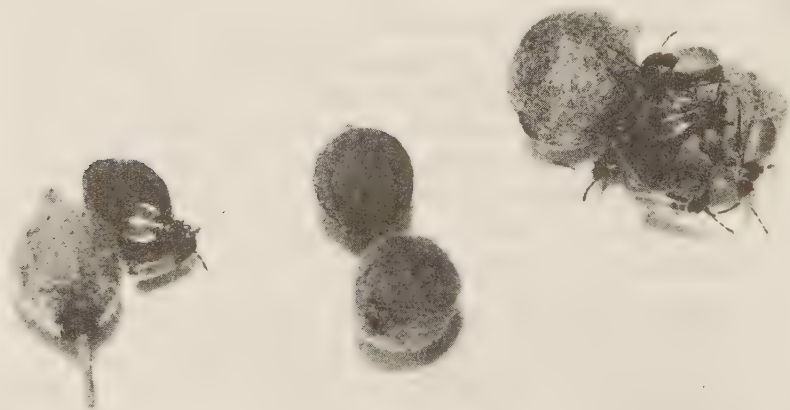


Abb. 6: Fraßcluster von Larven III an Lindensamen. Obwohl mehrere Samen zur Verfügung stehen aggregieren die Larven während der Nahrungsaufnahme an zwei Samen (s.S. 6).

D. UNTERSUCHUNGEN ZUM AGGREGATIONSVERHALTEN

Im natürlichen Biotop und auch in den Zuchtbehältern gibt es vielfältige Umwelteinflüsse, die vermutlich am Zustandekommen von Feuerwanzenaggregationen beteiligt sind. Wie schon erwähnt, spielen dabei Substratunebenheiten eine große Rolle. Beobachtungen in Zucht und Freiland lassen darauf schließen, daß auch Sonneneinstrahlung und Temperatur Einfluß auf die Aggregation haben. Um die Mannigfaltigkeit der für die Clusterbildung in Frage kommenden Faktoren so gering als möglich zu machen, mußten die Versuche zum Aggregationsverhalten in einer weitgehend homogenen Umgebung durchgeführt werden. Dort konnten dann Unterschiede im Aggregationsverhalten nur durch Wechselbeziehungen zwischen den Feuerwanzen selbst zustandekommen.

I. Material und Methode

1. Zucht

Als Zuchtraum diente ein Klimaschrank (123,5 • 43 • 134 cm). Die Vorderfront bestand aus zwei großen Türen mit je einem Glasfenster. Zwei 100 Watt Elstein-Wärmebirnen, dicht über dem Boden an den Seitenwänden befestigt, sorgten über ein Kontaktthermometer gesteuert für die gewünschte Zuchttemperatur. Eine mit Wasser gefüllte Wanne am Boden des Schrankes erbrachte die notwendige Luftfeuchtigkeit. Beleuchtet wurde mit zwei Osram L 20 W/20 Leuchtstoffröhren, die über eine Zeituhr geschaltet waren. Zuchtbedingungen: $28 \pm 2^{\circ} \text{C}$; RF 50 - 70 %; Photoperiode 16 Std.

Die Feuerwanzen wurden in durchsichtigen, runden und verschließbaren Plexiglasdosen (Durchm. 120 mm; Höhe 105 mm) gehalten. Die Deckel waren in der Mitte mehrmals durchboert und die Bohrlöcher mit Nylongaze verschlossen. Als Tränke dienten mit Wattestopfen verschlossene wassergefüllte Glasröhrchen. Auf den Boden der Zuchtbehälter wurden Lindensamen gestreut. Gefaltetes Filterpapier diente den Wanzen als Unterlage.

Jeder Zuchtbehälter war mit ca. 20 - 50 Imagines oder Larven V besetzt. Bei den kleineren Larvenstadien war die Zahl größer (100 - 200 bei Larven I und II, 60 - 100 bei Larven III und IV). Kopulationsbereite Imagines hielt ich in besonderen Behältern mit Nylongazeboden.

Die nach der Paarung abgelegten Eier fielen durch das Gaze-gitter in eine darunterstehende Schale. Von dort wurden sie in eine Petrischale, deren Boden mit feuchtem Filterpapier ausgelegt war, überbracht.

In den Larvenbehältern konnte ich häufig Kannibalismus beobachten. Vor allem bei hohen Besatzdichten wurden Larven in Häutung oder frisch gehäutete Tiere oft von mehreren Artgenossen gleichzeitig angestochen und ausgesaugt.

2. Versuchsraum und Versuchsarena

Die in diesem Abschnitt beschriebenen Versuche wurden in einem kleinen, rechteckigen Raum (2,73 • 2,00 • 2,97 m) mit künstlicher Beleuchtung durchgeführt. Über dem Versuchstisch, der in der Mitte des Raumes stand, hatte ich an vier Stützen, die an den Tischecken angebracht waren, in einem Meter Abstand zur Tischplatte ein horizontales Zeltdach aus Leintüchern gespannt. Dadurch erhielt ich auf dem Tisch eine gleichmäßige, diffuse Beleuchtung ohne Schattenbildung.

Auf dem Versuchstisch wurden einfache Rundarenen aufgebaut. Als seitliche Begrenzung der Arenen verwendete ich Kunststoffringe (Durchm. 200 mm; Höhe 50 mm); sie wurden auf große Rundfilter (Durchm. 240 mm) gestellt. Die Innenseite der Ringe bestrich ich dünn mit Vaseline um die Versuchstiere am Emporklettern zu hindern. Für jeden Versuch wurde ein neuer Rundfilter verwendet und die Arenawände mit heißem Wasser und Pril gründlich gewaschen um Duftspuren zu beseitigen. Zum Versuch setzte ich die Wanzen in die Arenamitte ein und zerstreute sie mit einem Pinsel möglichst gleichmäßig über die gesamte Bodenfläche.

3. Die Bestimmung des Aggregationsgrades

In den folgenden Versuchen ging es im Wesentlichen darum, Unterschiede im Grad der Aggregation entweder zwischen Kontroll- und Versuchstieren oder zwischen Wanzen verschiedener Altersstufen festzustellen. Es mußte also eine Möglichkeit gefunden werden den Aggregationsgrad zahlenmäßig auszudrücken. Dabei genügte es mir nicht, die Zahl miteinander in Kontakt stehender Wanzen festzustellen und diese mit der Gesamtzahl zu vergleichen. Auf diese Weise konnte der Tendenz große, individuenreiche Cluster zu bilden nicht Rechnung getragen werden, da ja z.B. ein Cluster aus 20 Individuen gleich bewertet würde wie 4 Cluster aus je 5 Tieren.

Als Grundlage für die Berechnung des Aggregationsgrades wurde deshalb die sog. "Paarzahl" herangezogen (A. YOUDEOWEI 1966, 1967). Diese Zahl repräsentiert die Gesamtheit der in einem Cluster möglichen gegenseitigen Kontakte. Die Paarzahl (p) für jede Wanzenansammlung wird durch die Formel $p = \frac{n}{2} (n - 1)$ ausgedrückt. Dies bedeutet: n Tiere in einer Aggregation können $\frac{n}{2} (n - 1)$ Kontakte miteinander haben. Bei einer Zahl von 20 Versuchstieren ergäbe sich, wenn alle 20 einen Cluster bildeten die Paarzahl 190. Ein Cluster aus 10 Tieren bekäme 45. Sind nur 2 Tiere miteinander in Kontakt so hätte dieser Cluster die Paarzahl 1. Ein Einzelindividuum bekäme die Null.

Ich habe nun pro Versuch die Paarzahlen der einzelnen Wanzencluster addiert (Gesamtpaarzahl) und als Prozentsatz der maximal möglichen Paarzahl (alle Versuchstiere in einem Cluster) ausgedrückt. Dies ergibt den Aggregationsgrad in Prozent.

Auswertungsbeispiel: Aggregationsversuch vom 27. 4. 1976; 20 Versuchstiere. Es hatten sich folgende Cluster gebildet:
3 • 2 Tiere = Paarzahl 3 • 1; 1 • 4 Tiere = Paarzahl 6;
1 • 9 Tiere = Paarzahl 36. Gesamtpaarzahl = 45; maximal erreichbare Paarzahl = 190; Aggregationsgrad = 23,7 %

Als zu einer Aggregation gehörig wurden alle Wanzen gezählt, die direkten Körperkontakt mit einem Artgenossen hatten.

II. Versuche zum Aggregationsverhalten

1. Änderung der Aggregation während der Ontogenese.

Bei der Beobachtung der Wanzen in den Zuchtbehältern fällt auf, daß das Aggregationsverhalten während der Larvenentwicklung Schwankungen unterliegt. Zur qualitativen Erfassung dieser Aggregationsveränderungen habe ich folgende Versuche durchgeführt:

4 Gruppen von je 40 Larven II wurden 4 Tage vor der Häutung in Zuchtbehältern in den Versuchsraum gebracht. Nach einem Eingewöhnungstag verteilte ich nun täglich, zwischen 12 und 13 Uhr, je 20 Larven in 4 Versuchsarenen und stellte nach 30 Minuten den Aggregationsgrad fest. Nach dieser ersten Kontrolle stürte ich die Aggregation wieder auf. Nach Ablauf weiterer 30 Minuten wurde der Aggregationsgrad erneut bestimmt. Die beiden Einzelablesungen wurden gemittelt. Aus den Werten der 4 Parallelversuche bildete ich dann für jeden Versuchstag den Mittelwert. Die Versuche liefen über einen Zeitraum von 17 Tagen.⁺

Ergebnisse:

Tabelle 1 sowie die Kurve in Abb. 7a zeigen deutlich, daß der Aggregationsgrad innerhalb eines Larvenstadiums erheblichen Schwankungen unterliegt. Auf den Häutungstag zugehend nimmt die Aggregation sehr schnell beträchtlich ab und erreicht während des Häutungstages ein Minimum. Dieses Verhalten entspricht meinen Beobachtungen im Freiland und bei den Zuchttieren, wo sich die häutungsbereiten Wanzen von den Artgenossen absondern, um sich vor Kannibalismus zu schützen.

⁺Die Larven entwickelten sich während des 2., 3. und 4. Larvenstadiums sehr gut. Nach der Häutung zum 5. Stadium erkrankte ein Großteil der Versuchstiere. Es kam zu Verlusten, sowie zu erheblichen Verschiebungen im Häutungstermin. Aus diesem Grunde konnte nur das 2., 3. und 4. Larvenstadium ausgewertet werden.

Versuchs- tag	Versuchsnummer				$\bar{x}$	$\pm$	s
	1	2	3	4			
1	63,4	30,5	90,3	20,8	51,2	$\pm$ 31,8	
2	23,7	28,9	14,5	14,7	25,6	$\pm$ 16,4	
<u>3</u>	<u>16,6</u>	<u>8,1</u>	<u>2,6</u>	<u>18,1</u>	<u>11,3</u>	$\pm$ <u>7,3</u>	
4	29,5	26,6	63,7	11,3	32,8	$\pm$ 22,1	
5	37,7	61,0	63,1	41,6	50,8	$\pm$ 13,1	
6	11,0	22,6	15,0	18,7	16,8	$\pm$ 5,0	
7	23,9	13,1	12,4	10,5	15,0	$\pm$ 6,0	
8	55,6	30,5	26,3	38,1	37,6	$\pm$ 12,9	
9	15,3	23,1	24,7	34,2	24,3	$\pm$ 7,7	
<u>10</u>	<u>9,7</u>	<u>11,8</u>	<u>21,8</u>	<u>18,1</u>	<u>15,3</u>	$\pm$ <u>5,6</u>	
11	59,2	17,4	24,7	26,0	31,8	$\pm$ 18,1	
12	44,2	40,0	40,0	64,2	47,1	$\pm$ 11,6	
13	16,8	12,1	14,5	25,3	17,2	$\pm$ 5,7	
14	28,9	46,6	34,5	35,0	36,2	$\pm$ 7,4	
15	63,1	54,5	72,9	46,8	59,3	$\pm$ 11,2	
16	72,1	26,6	62,4	35,3	49,1	$\pm$ 21,6	
<u>17</u>	<u>25,0</u>	<u>14,5</u>	<u>32,6</u>	<u>20,0</u>	<u>23,0</u>	$\pm$ <u>7,7</u>	

Tab.: 1. Änderungen des Aggregationsgrades während der Entwicklung. Die Werte geben den Aggregationsgrad in Prozent an. Häutungstage sind unterstrichen. Tag 1-3. 2. Larvenstadium; Tag 4-10, 3. Lst.; Tag 11-17, 4. Lst. (s.S. 14).

Nach der Häutung nimmt der Aggregationsgrad wieder stark zu, bis zu einem Maximum am 2. Tage nach der Häutung, um dann wieder schnell abzufallen. Das Minimum in der Mitte des Larvenstadiums könnte mit der zu diesem Zeitpunkt beobachteten intensiven Nahrungsaufnahme in Zusammenhang stehen. Zwei Tage vor der nächsten Häutung erreicht die Aggregation am Ende des Larvenstadiums wieder ein Maximum.

In Abb. 7b wurden Regressionsgraden durch die Ergebnispunkte

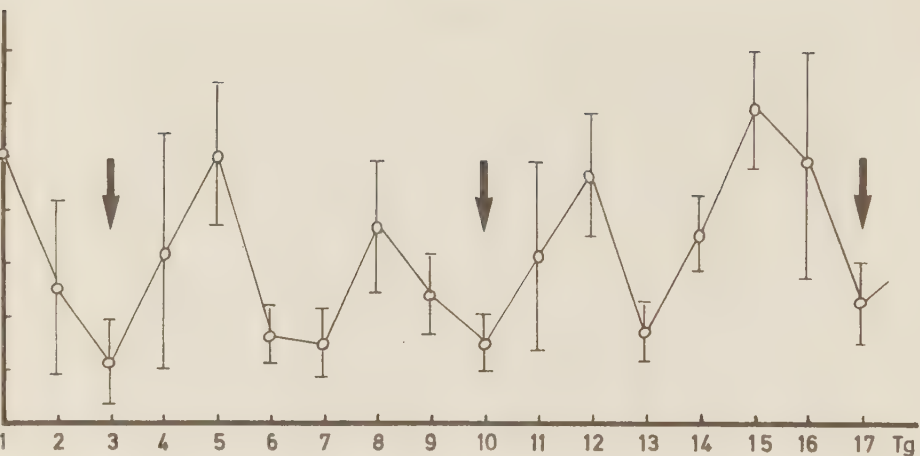


Abb. 7a: Änderung des Aggregationsgrades während der Ontogenese. Ordinate: Aggregationsgrad (%). Die Pfeile bezeichnen die Häutungstermine (s.S. 14).

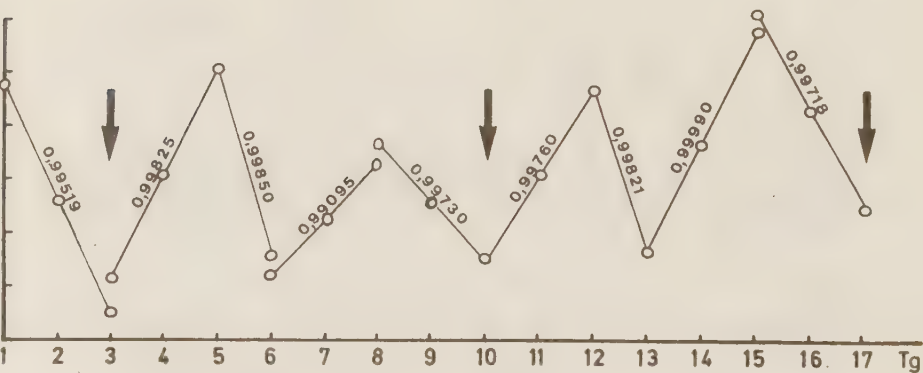


Abb. 7b: Regressionsgeraden durch die Ergebnispunktescharen auf einanderfolgender Tage von Abb. 7a (s.S. 17)

scharen verschiedener, aufeinanderfolgender Tage eingezeichnet. Die errechneten Wahrscheinlichkeiten (Abb. 7b) zeigen, daß sich alle Maxima und Minima des Kurvenverlaufs von Abb 7a statistisch absichern lassen.

Der mittlere Aggregationsgrad im 3. Larvenstadium betrug $27,51 \pm 13,55 \%$, während er im 4. Larvenstadium mit $37,67 \pm 15,04 \%$ etwas höher lag. Statistisch können diese Werte nicht unterschieden werden. Es darf angenommen werden, daß die Aggregationstendenz beider Larvenstadien gleich groß ist.

2. Der Einfluß des Ernährungszustandes auf den Aggregationsgrad

Hungernde Wanzen und Tiere auf Nahrungssuche sind, solange sie nicht zu sehr geschwächt sind, sehr aktiv. Beobachtungen an Zuchttieren vermittelten den Eindruck, daß die Aggregationsbereitschaft und die Toleranz gegenüber anderen Wanzen herabgesetzt ist, da die Tiere sehr schreckhaft waren und auf Berührungen von Artgenossen häufig mit Fluchtläufen reagierten. Eine Versuchsserie sollte zeigen ob dieser Eindruck zutreffend ist.

8 Gruppen von je 30 Larven IV wurden in den Versuchsraum gebracht. 4. der 8 Gruppen kamen in Zuchtbehälter ohne Lindensamen und ohne Wasser. 4 Kontrollgruppen wurden dagegen normal ernährt. 24 und nochmal 48 Stunden später wurde der Aggregationsgrad von Hunger- und Kontrolltieren bestimmt (20 Tiere pro Arena). Im Anschluß an die zweite Versuchsserie, also etwa 49 Stunden nach Beginn der Nulldiät erhielten auch die Versuchstiere wieder ausreichend Nahrung und Wasser. 6 bzw. 24 Stunden später ermittelte ich erneut den Aggregationsgrad.

Ergebnisse:

Der Aggregationsgrad nimmt mit zunehmender Dauer des Nahrungs- und Wasserentzugs ab. Nach 24 Stunden war er bereits auf 6,31% abgesunken und unterschied sich signifikant von dem der Kontrolltiere ($p = 0,0002$; Tab. 2).

	Dauer Hungerperiode		Dauer Fütterungsperiode	
	24 Stdn.	48 Stdn.	6 Stdn.	24 Stdn.
Versuch	6,3 ± 3,2	5,6 ± 1,1	20,0 ± 3,7	24,6 ± 5,1
Kontrolle	53,1 ± 12,5	36,3 ± 6,0	27,6 ± 6,6	21,6 ± 5,1
p	0,0002	0,00003	0,0447	ns

Tab. 2. Änderung des Aggregationsgrades in Abhängigkeit vom Ernährungszustand. Angegeben sind Mittelwerte aus 4 Parallelversuchen mit je 20 Wanzen. Aggregationsgrad in Prozent (s.S. 17)

Am Anfang der Hungerperiode waren die Larven sehr aktiv. Man konnte dabei häufig "Probierversuche" mit dem Rostrum an anderen Wanzen beobachten. Diese versuchten dann sich des zudringlichen Artgenossen durch ruckartige Schüttelbewegungen ihres Körpers zu erwehren oder flüchteten. Es wurden keine stabilen Aggregationen mehr gebildet.

Gegen Ende der Hungerperiode saßen die Tiere meist ruhig im Versuchsraum. Sie erschienen größtenteils geschwächt und apathisch. Kurze Zeit nach dem Beginn von Fütterung und Tränke der Versuchstiere stieg der Aggregationsgrad wieder deutlich an (Tab. 2). Nach sechsständiger Fütterungszeit konnte nur noch auf dem 5 % Niveau zwischen Versuchs- und Kontrollgruppen unterschieden werden ($p = 0,0447$), nach 24 Stunden war kein Unterschied mehr feststellbar.

3. Der Einfluß des Gesichtssinnes auf den Aggregationsgrad.

Da die optische Orientierung bei Insekten allgemein eine große Rolle spielt, war es naheliegend anzunehmen, daß auch optische Reize die Aggregationsbildung von Feuerwanzen beeinflussen. Um dies zu untersuchen führte ich folgendes Experiment durch:

10 Gruppen von je 20 Larven III wurden mehrere Stunden im völlig dunklen Versuchsraum gehalten. 5 der 10 Gruppen setzte ich unter schwacher Rotlichtbeleuchtung in die Versuchsarenen ein und stellte nach 30 Minuten völliger Dunkelheit den Aggregations-

grad fest. Da die Wanzen beim Einschalten der Raumbeleuchtung aufgeschreckt wurden, nahm ich auch die Ablesung nach dem Versuch bei Rotlicht vor. Dabei blieben die Tiere völlig ruhig. Anschließend wurden sofort mit den 5 übrigen Gruppen Kontrollversuche bei normaler Beleuchtung (150 Lux) durchgeführt.

Ergebnisse:

Beim Vergleich der beiden Testgruppen werden signifikante Unterschiede im Aggregationsgrad sichtbar (Tab. 3). Der Aggregationsgrad der Wanzen ist im Dunkeln deutlich herabgesetzt. Da jedoch die Wanzen in meiner Zucht auch nachts stabile Aggregationen bildeten, darf man annehmen, daß durch die Dunkelheit die Bewegungsfähigkeit aber nicht die Neigung der Tiere zur Clusterbildung herabgesetzt ist. Vielmehr scheint die Fähigkeit der verstreuten Wanzen sich ohne visuelle Hilfe zu finden vermindert. Die Tatsache, daß dennoch ein bestimmter Teil (19,45%) der Versuchstiere aggregiert, kann auf zufällige Begegnungen zurückgeführt werden. Ebenso müssen auch andere, insbesondere olfaktorische Orientierungsmechanismen in Betracht gezogen werden.

	Aggregations- grad (%)	Gesamtzahl Versuchstiere
Dunkeltiere n = 5	19,5 $\pm$ 5,2	100
Kontrolltiere n = 5	52,2 $\pm$ 18,4	100
p	0,0025	

Tab. 3. Vergleich des Aggregationsgrades bei völliger Dunkelheit mit dem bei normaler Beleuchtung (150 Lux). Angegeben sind Mittelwerte und Standardabweichungen aus je 5 Parallelversuchen.

4. Beeinflussung der Aggregation durch Entfernen der olfaktorischen Rezeptoren.

Die Geruchshaare der Feuerwanze sind auf den terminalen Antennengliedern lokalisiert (J. ZDAREK 1970). Sollten Duftstoffe am Aggregationsverhalten der Wanzen beteiligt sein, so müßte das Entfernen der terminalen Fühlerglieder den Aggregationsgrad vermindern.

Es wurden mit einer feinen Iritektomieschere je 100 Larven des 3. und 4. Larvenstadiums unter CO_2 -Narkose die terminalen Antennenglieder abgeschnitten. Einer weiteren Gruppe von 80 Larven IV wurde lediglich das linke terminale Antennenglied entfernt. Möglicherweise wurde durch diese Maßnahme neben dem Geruchssinn auch der Tastsinn beeinträchtigt. Es wurde dabei jedoch nur ein Teil der Tastrezeptoren ausgeschaltet, die außer auf den Antennen noch an verschiedenen anderen Körperstellen der Wanzen (Labialspitze, Beine, Körper) sitzen, während die olfaktorischen Rezeptoren vollständig eliminiert wurden.

24 Stunden nach dieser Behandlung bestimmte ich den Aggregationsgrad in Rundarenen (20 Larven pro Arena). Als Kontrolltiere dienten gleich alte Larven, die ich lediglich der CO_2 -Narkose unterzogen hatte.

Ergebnisse:

Wie die Werte in Tabelle 4 zeigen, liegt der Aggregationsgrad bei den beidseitig antennektomierten Versuchstieren signifikant unter dem der Kontrolltiere. Wurden dagegen die Geruchsrezeptoren nur einseitig eliminiert, so konnte nicht zwischen Versuchs- und Kontrolltieren unterschieden werden (Tab. 5). Dieses Ergebnis macht zumindest eine Beteiligung olfaktorischer Reize bei der Clusterbildung wahrscheinlich.

	Versuch	Kontrolle	p
Larven III	$3,8 \pm 2,3$	$19,6 \pm 8,2$	0,0016
Larven IV	$5,8 \pm 2,2$	$35,1 \pm 8,7$	0,0003
Zahl der Versuchstiere	200	200	

Tab. 4. Der Einfluß beidseitiger Antennektomie auf den Aggregationsgrad (%). Die Zahlen geben Mittelwerte u. Standardabweichungen aus je 5 Parallelversuchen wieder (s.S. 20).

	Versuch	Kontrolle	p
Larven IV	$12,8 \pm 1,0$	$11,6 \pm 1,5$	ns
Zahl der Versuchstiere	80	80	

Tab. 5. Der Einfluß einseitiger (links) Antennektomie auf den Aggregationsgrad (%). Vergleich der Mittelwerte aus 4 Parallelversuchen. (s.S. 20).

5. Der Einfluß der Individuendichte auf die Aggregation

In mehreren Versuchsreihen sollte untersucht werden in wie weit die Populationsdichte in einem definierten Versuchsareal den Aggregationsgrad und die Geschwindigkeit der Aggregationsbildung beeinflusst.

Versuchsbehälter waren hier Plexiglaspetrischalen mit Deckel (Durchm. 90 mm) deren Seitenwände innen mit Vaseline bestrichen wurden. Zum Versuch setzte ich jeweils in 5 Parallelversuchen unterschiedlich große Wanzengruppen in die Petrischalen ein und verteilte die Tiere gleichmäßig. 25 Minuten lang registrierte ich dann alle 5 Minuten den Aggregationsgrad.

Zeit (min)	5	10	15	20	25
Wanzenzahl					
5	8,0 ± 9,0	22,0 ± 17,5	29,0 ± 15,1	30,0 ± 14,6	35,0 ± 20,0
10	9,1 ± 9,5	29,3 ± 12,0	51,1 ± 25,9	62,4 ± 27,8	62,0 ± 26,0
15	4,9 ± 4,8	19,5 ± 16,5	25,5 ± 17,5	68,8 ± 21,8	73,5 ± 19,3
20	12,6 ± 11,1	37,5 ± 34,3	58,3 ± 20,3	75,0 ± 16,2	82,3 ± 15,2
25	44,5 ± 8,2	61,2 ± 9,5	80,8 ± 9,0	81,3 ± 9,1	82,2 ± 7,2
30	48,6 ± 15,8	69,0 ± 18,6	77,9 ± 11,2	84,5 ± 11,6	85,8 ± 12,0
40	67,0 ± 9,2	69,1 ± 15,7	76,3 ± 5,3	82,8 ± 8,4	83,5 ± 9,5
50	66,6 ± 17,2	75,1 ± 21,2	80,6 ± 15,0	82,0 ± 10,2	83,4 ± 10,0

Tab. 6. Zeitabhängige Änderung des Aggregationsgrades bei verschiedenen Individuendichten. Angegeben sind Mittelwerte aus je 5 Parallelversuchen (Aggregationsgrad in %), s.S. 23.

Ergebnisse:

In Tabelle 6 sind die Mittelwerte aus 5 Parallelversuchen für jede Populationsdichte zu verschiedenen Zeitpunkten aufgeführt. Es zeigte sich, daß der Aggregationsgrad mit steigender Individuenzahl bis zu einer Dichte von ca. 20 - 25 Tieren pro Petrischale ständig zunimmt, dann jedoch bei weiterer Erhöhung der Wanzenzahl im Versuchsbehälter nicht mehr weiter ansteigt (Abb. 8).

Abbildung 9 zeigt den zeitlichen Verlauf der Clusterbildung. Für die verschiedenen Individuendichten wurden stark unterschiedliche Zeitkurven ermittelt. Bei hohen Dichten (über 25 Tiere pro Petrischale) aggregierten die Tiere überaus rasch, wie der exponentielle Kurvenverlauf zeigt. Bei Dichten unter 25 Wanzen dagegen verlief die Aggregation annähernd linear.

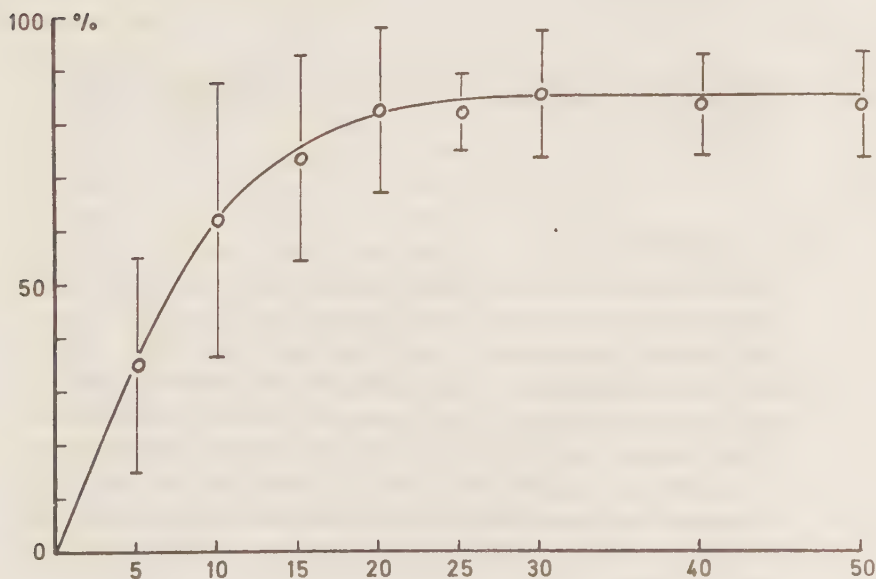


Abb. 8: Abhängigkeit des Aggregationsgrades von der Individuendichte. Ordinate: Aggregationsgrad (%); Abszisse: Wanzendichte.

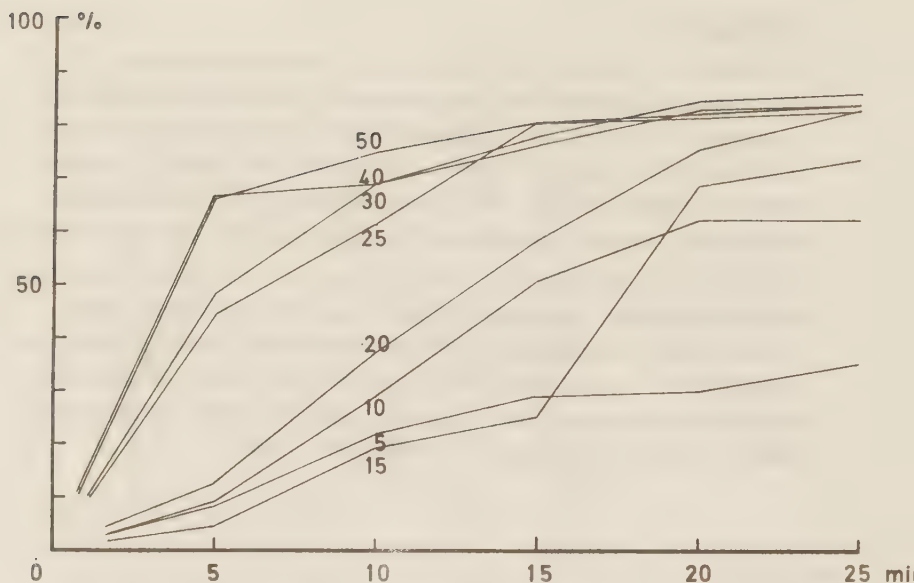


Abb. 9: Zeitlicher Verlauf der Aggregationsbildung bei verschiedenen Wanzendichten. Ordinate: Aggregationsgrad (%) (s.S. 23).

6. Diskussion

Der Aggregationsgrad der Feuerwanzenlarven ist, im Laufe der Ontogenese, erheblichen Schwankungen unterworfen. Sie zeigen vor und nach den Häutungen starke Aggregationstendenz. In der Mitte des Larvenstadiums und während der Häutungstage sinkt der Aggregationsgrad ab. Die herabgesetzte Aggregationstendenz um den dritten und vierten Tag nach der Häutung könnte durch eine erhöhte Aktivität der Tiere im Zusammenhang mit der Nahrungssuche und Nahrungsaufnahme bedingt sein. Das Aggregationsminimum während der Häutungsperiode schützt die Larven vor Kannibalismus.

I.G. FREE und C.G. BUTLER (1954) stellten bei Honigbienen fest, daß diese, je länger sie hungerten, umso stärker mit anderen Bienen, durch die sie gefüttert werden konnten, aggregierten. Genau entgegengesetzt ist das Verhalten von Feuerwanzen, die längere Zeit ohne Nahrung und Wasser verbringen mußten. Hier fiel die normalerweise hohe Toleranz gegenüber dem Artgenossen erheblich ab. Die Tiere wurden sehr aktiv und unternahmen Anstichversuche an anderen Wanzen. Dieses Verhalten verhinderte, daß dauerhafte Aggregationen gebildet wurden.

Visuelle Stimuli beeinflussen, wie meine Versuche gezeigt haben die Aggregationsbildung erheblich. Die Erhöhung des Aggregationsgrades im Hellen könnte allerdings mit einer Erhöhung der Bewegungsaktivität in Zusammenhang stehen. Mit anderen Worten: Die Wanzen aggregieren im Hellen stärker als im Dunkeln, weil sie bei Licht schneller und häufiger laufen und daher in dem begrenzten Areal öfter mit Artgenossen zusammenstoßen als im Dunkeln. Ähnliche Vermutungen äußerte W.R. HENSON (1961) in seinen Aggregationsversuchen mit Scolitiden (Coleoptera). Eine andere Möglichkeit für den gesteigerten Aggregationsgrad bei Licht wäre, daß P. apterus den Artgenossen optisch identifizieren kann. Die Versuchsergebnisse von H. HELLWIG und W. LUDWIG (1951) schließen ein Erkennen an der auffälligen Rot-Schwarz-Zeichnung aus. Die Autoren vermuten jedoch, daß Gestalt und Bewegung anderer Wanzen visuell erkannt werden. Bei der Baumwollwanze führen unter anderem visuelle Reize zur Aggregation an Baumwollsaamen, außerdem bevorzugen diese Tiere in Wahlversuchen Tonattrappen mit "wanzenähnlicher" Form (A. YDUDEQWEI 1966, 1969). Visuelle Stimuli haben auch Bedeutung bei der geselligen Eiablage von Schistocerca gregaria Forskal (M.J. NORRIS 1963). Ebenso spielen sie eine Rolle bei der Clusterbildung von Honigbienen (F.G. FREE u. C.G. BUTLER 1954) sowie bei den Aggregationen von Aphiden (N.A.C. KIDD 1976).

In den Versuchen mit hohen Individuendichten war der Aggregationsgrad gegenüber solchen mit geringer Wanzendichte deutlich erhöht. An Populationen von Eucallipterus tiliæ L. konnte N.A.C. KIDD (1976) in Versuchen nachweisen, daß die Tiere sich umso enger zusammenscharten je höher die Populationsdichte war. Bei Conophthorus coniperda (W.R. HENSON 1961) und Dysdercus intermedius (A. YOUDEOWEI 1967) wird durch eine Erhöhung der Individuendichte ebenfalls der Aggregationsgrad verstärkt. In beiden Fällen werden vermehrte Kontakte zwischen den Einzeltieren für die Aggregationssteigerung verantwortlich gemacht. Meiner Ansicht nach trifft dies auch für Feuerwanzen zu. Die bei hohen Dichten zahlreichen Antennen- und Körperkontakte reduzieren die Bewegungsaktivität der Wanzen sehr schnell. Die Tiere halten an und bilden Cluster.

Meine Versuche mit antennektomierten Wanzen zeigten, daß diese ohne Geruchsrezeptoren kaum mehr zur Aggregation fähig waren. Dabei kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, daß die Beeinträchtigung des Tastsinnes zu diesem Ergebnis beiträgt. Über die Rolle olfaktorischer Reize bei der Aggregation wird später (s. S. 38) ausführlicher berichtet.

E. BEOBSACHTUNGEN UND VERSUCHE ZUM EINFLUSS VON TEMPERATUR UND LICHT AUF AGGREGATIONEN VON FEUERWANZEN

Beobachtet man Feuerwanzenpopulationen im Freiland, so fällt auf, daß die Tiere bevorzugt an besonnten Plätzen aggregieren. Vor allem im Frühjahr und Herbst werden die Imagines, bei teilweise schon recht tiefen Außentemperaturen, durch die noch intensive Nachmittagssonne aus ihren Verstecken hervorgelockt. Sie bilden dann in der Sonne dichte Cluster, wandern, wenn diese tiefer sinkt, wieder zurück in ihren Unterschlupf.

I. Der Einfluß von Strahlungswärme auf die Clusterbildung

Im Labor konnte ich ein ähnliches Verhalten auslösen. Dazu bestrahlte ich 100 - 120 Imagines, die am Boden eines normalen Zuchtgefäßes unter Filterpapierblättchen aggregierten mit einer 60 Watt Glühlampe aus 50 cm Entfernung. Innerhalb weniger Minuten kletterten ca. 80% der Wanzen an einem senkrecht im Gefäß stehenden, zieharmonikaartig gefalteten, Filterpapierbogen nach oben und aggregierten am höchsten Punkt zu einem dichten Cluster. Dabei versuchte jedes Tier den höchsten und damit der Lampe am nächsten liegenden Platz im Cluster einzunehmen. Dies führte zu einer zur Ausbildung eines nahezu pyramidenförmigen Clusters, zum anderen erfolgte, bis sich die Wanzen beruhigten und die Aggregation stabil blieb, eine mehrmalige Lageveränderung der Einzeltiere innerhalb der Aggregation.

Temperaturmessungen mit einer dünnen Sonde, die ich behutsam zwischen die Clustertiere einführte, ergaben eine merkliche Differenz zwischen Clusterinnentemperatur und Umgebungstemperatur. Letztere ermittelte ich nach Auflösung des Clusters an der gleichen Stelle.

Die Clustertemperatur war bei 12 Messungen durchschnittlich um $3,55 \pm 0,24$ °C höher als die Umgebungstemperatur. Dabei betrug die mittlere Innentemperatur $29,62 \pm 0,53$ °C, die durchschnittliche Umgebungstemperatur war $26,07 \pm 0,57$ °C. Der Cluster war also im Inneren signifikant wärmer als seine Umwelt ($p < 0,001$).

Bei Einzelmessungen an Aggregationen im Freiland am 19.02.76 bei sonnigem, leicht windigem, für diese Jahreszeit ungewöhnlich warmem Wetter, habe ich noch weit größere Temperaturdifferenzen zwischen Cluster und Umgebung ermittelt (Tab 7).

Diese gegenüber der Umgebungstemperatur erhöhte Clustertemperatur war sogar deutlich fühlbar, wenn man ganze Wanzencluster von ihrer Unterlage in die bloße Hand abstreifte. Die Feuerwanzen fühlten sich dabei deutlich warm an.

Tages- zeit	Umgebungs- temp. °C	Cluster- temp. °C	Differenz °C
14 ⁴⁵	13,5	24,0	10,5
14 ⁵⁰	14,0	20,0	6,0
15 ¹⁵	14,0	21,0	7,0
15 ¹⁶	22,0	27,0	5,0
15 ¹⁶	22,0	27,0	5,0
15 ¹⁸	18,0	23,0	5,0
15 ²⁰	22,0	26,0	4,0
15 ²⁰	22,0	25,0	3,0
15 ²³	23,0	26,0	3,0
15 ⁴⁰	27,0	30,0	3,0
15 ⁴²	21,0	26,0	5,0

Tab. 7. Temperaturdifferenz zwischen Clusterinnentemperatur und Umgebungstemperatur, gemessen im Nymphenburgerpark am 19.2.1976 an 11 verschiedenen Clustern. (s.S. 27).

Bestrahlte ich den Boden einer Rundarena mit einer 60 W Glühlampe, so konnten dort mittels einer Temperatursonde verschiedenen warme Orte festgestellt werden. Ein Punkt der Arena erwärmte sich am stärksten, und dort aggregierten eingesetzte Wanzen bevorzugt. Dabei spielte die absolute Höhe der Temperatur innerhalb physiologischer Grenzen keine Rolle. Die Tiere aggregierten beispielsweise an Stellen mit 22, 27 und 34 °C, vorausgesetzt der übrige Arenaboden war kälter.

II. Die Rolle der Lichteinstrahlung bei der Clusterbildung

Bei den geschilderten Reaktionen der Feuerwanzen auf Wärme oder Temperaturdifferenzen war gleichzeitig mit der Wärmeinstrahlung grundsätzlich auch eine intensive Lichteinstrahlung - Glühlampe oder Sonne - verbunden. Es ist dabei natürlich neben der temperaturbedingten Orientierung auch eine Reaktion auf das Licht denkbar.

Vorversuche zum Verhalten der Wanzen gegen Licht.

In einen normalen Zuchtbehälter hatte ich eine mit Lindensamen gefüllte Petrischale auf am Boden herumliegende Lindensamen gestellt. Zwischen Petrischalenboden und dem Boden des Zuchtgefäßes entstand so ein Zwischenraum, in dem sich die 20 Versuchstiere verstecken konnten, was sie auch taten. Beleuchtete ich nun den Behälter von oben mit einer Glühlampe, so kamen die Wanzen nach wenigen Minuten aus ihrem Versteck hervorgekrochen und aggregierten auf den Lindensamen zu einem dichten, pyramidenförmigen Cluster. Von 20 Wanzen waren nach 1 Stunde 14 hervorgelockt worden. Nun stellte ich eine Glasschale mit kaltem Wasser (Schichtdicke 50 mm) auf den Deckel des Zuchtbehälters um die Wärmestrahlung zu absorbieren. Die Helligkeit blieb nahezu unverändert. Der Cluster löste sich daraufhin innerhalb von 15 Minuten auf, die Tiere liefen im Behälter umher und verkrochen sich innerhalb einer Stunde wieder in ihren Unterschlupf. Bestrahlte ich den Zuchtbehälter von Anfang an mit dem eingeschobenen Wasserfilter, bot also nur Licht ohne Wärme, so kam keine Wanze unter der Petrischale hervor.

In einem weiteren Versuch sollte diese Reaktion genauer untersucht werden.

1. Methode:

Der Deckel und die Seitenwand einer Plexiglaspetrischale (Durchm. 90 mm) wurde zur Hälfte mit schwarzem, außen aluminiumbeschichtetem Papier beklebt. Es entstand so eine Hell- bzw. - eine Dunkelhälfte. 10 Imagines wurden nun in die Petrischale eingebracht, der Deckel aufgesetzt und aus 10 cm Abstand mit einer 60 Watt Glühlampe bestrahlt. Zwischen Lampe und Petrischale konnte eine mit Eiswasser gefüllte Glasschale als Wärmefilter gestellt werden. Durch zwei kleine Löcher in der Seitenwand der Petrischale konnte eine Temperatursonde eingeführt werden um die Temperaturdifferenzen zwischen Hell- und Dunkelfeld zu bestimmen. Jeder Einzelversuch dauerte

45 Minuten.

2. Ergebnisse:

- Bestrahlung ohne Wärmefilter:

Wurde gleichzeitig Licht und Wärmestrahlung angeboten, so bevorzugten die Feuerwanzen hochsignifikant die Hellzone des Versuchsgefäßes (Tab. 8). Dort bildeten sie immer einen Cluster nahe an der Licht - Dunkelgrenze. Die Temperatur erreichte im Hellfeld im Laufe des Versuches ca. 34°C , während im Dunkelfeld nur 27°C gemessen wurden. Die Lichtintensität im Hellfeld betrug 2800 Lux, im Dunkelfeld 10 - 30 Lux.

Wanzen im Hellfeld	Wanzen im Dunkelfeld
9	1
8	2
7	3
8	2
9	1
8	2
10	0
9	1
9	1
8	2
$8,5 \pm 8,4\%$	$1,5 \pm 8,4\%$
$p < 0,0001$	

Tab. 8. Verteilung der Wanzen im Hell/Dunkelfeld bei Applikation von Licht + Wärme

Wanzen im Hellfeld	Wanzen im Dunkelfeld
0	10
0	10
0	10
1	9
0	10
0	10
1	9
0	10
0	10
0	10
$2 \pm 4,2\%$	$98 \pm 4,2\%$
$p < 0,0001$	

Tab. 9. Verteilung der Wanzen im Hell/Dunkelfeld bei Bestrahlung mit Wärmefilter.

- Bestrahlung mit Wärmefilter:

Bot ich nur Lichtstrahlung ohne Wärme an, so suchten die Ver-

suchstiere sehr schnell das Dunkelfeld auf. Im Hellfeld war meist schon wenige Minuten nach Versuchsbeginn keine Wanze mehr zu sehen. Nach einer Versuchsdauer von 45 Minuten befanden sich im Mittel nur noch $2 \pm 4,2\%$ aller Versuchstiere im Hellfeld (Tab. 9). Bei den Versuchen mit Wärmefilter war die Temperatur im Hell- bzw. Dunkelfeld annähernd gleich hoch (Hell: 17°C ; Dunkel: 16°C). Versuche mit höheren Temperaturen (Hell: 27°C ; Dunkel: 26°C) erbrachten die gleichen Ergebnisse.

Auch wenn die Tiere, gab ich gleichzeitig Licht und Wärme, ins Hellfeld gelockt wurden, löste sich der dort gebildete Cluster auf, sobald ich den Wärmefilter einsob.

Bot ich dagegen nur Wärme allein - die Lichteinstrahlung wurde durch einen dunklen Pappkarton abgeschirmt, während ein Teil der Wärmestrahlung hindurchdrang - so aggregierten die Wanzen stets im wärmeren Teil des Versuchsbehälters. Dies stellte ich durch mehrmalige Messungen mit der Temperatursonde fest.

Verhaltensbeobachtungen während der Versuche:

Die Individuen eines im Hellfeld unter der Strahlungsquelle ruhenden Clusters werden kurze Zeit nach Einbringen des Wärmefilters aktiv. Die Tiere beginnen ihre Antennen zu bewegen, fangen an sich aufzurichten und zu laufen. Die Aggregation löst sich auf; die Wanzen wandern ins dunkle Abteil ab. Lichtstrahlung allein scheint also zu einer Aktivitätssteigerung zu führen. Ursache dafür könnte nun auch ein durch Kälte ausgelöstes ortho- oder klinokinetisches Verhalten sein. Da es jedoch auch bei relativ hohen Umgebungstemperaturen (27°C Hellfeld; 26°C Dunkelfeld) zur Aggregationsauflösung kommt, ist dies nicht anzunehmen. Vielmehr ist eine positiv photokinetische Orientierung denkbar, die zu einer Versammlung der Wanzen im Dunkeln führt.

Wird Licht und Wärme angeboten, so ist auch hier anfangs die Bewegungsaktivität hoch. Die Wanzen laufen umher, konzentrieren sich dann im wärmeren Teil der Versuchsarena. Dabei sind starke

Antennenbewegungen zu beobachten. Mit Ausbildung der Aggregation werden die Bewegungen zunehmend langsamer bis die Tiere völlig ruhig liegen. Ich nehme an, daß die oben beschriebene zerstreuende Wirkung der intensiven Lichteinstrahlung durch die Temperaturorientierung aufgehoben wird.

III. Der Einfluß der Temperatur auf den Aggregationsgrad in einer uniformen Umgebung

Die im letzten Abschnitt geschilderten Beobachtungen und Versuche befaßten sich unter anderem mit der Aggregation von Feuerwanzen in einer Umgebung mit Temperaturunterschieden.

Offen blieb jedoch, ob auch in einer einheitlichen Umgebung temperaturabhängige Änderungen des Aggregationsgrades festzustellen sind.

Um diese Frage abzuklären testete ich Larven IV in folgender Versuchsanordnung.

1. Methode:

In einer wassergefüllten Plastikwanne konnten mittels einer sternförmigen Halterung 4 Petrischalen untergetaucht und unter Wasser fixiert werden. Jede Petrischale wurde mit 15 Larven IV besetzt, der Deckel mit Siliconfett wasserdicht verschlossen, und untergetaucht. Durch wechselweise Zugabe von Eis oder warmem Wasser war es möglich jede gewünschte Temperatur in der Wanne einzustellen. Während des Versuches wurde das Wasser zuerst schrittweise, in Intervallen von 3 °C, von 15 °C auf 42 °C erwärmt und anschließend wieder ebenso auf 15 °C abgekühlt. Jede einzelne Temperatur wurde 15 Minuten lang konstant gehalten und daraufhin der Aggregationsgrad bestimmt. Nach jeder Ablesung verteilte ich die Tiere erneut gleichmäßig in den Petrischalen und der Versuch wurde bei der inzwischen neu eingestellten Temperatur wiederholt.

Für jede Gruppe von Versuchstieren erhielt ich auf diese Wei-

se zwei Aggregationswerte für jede eingestellte Temperatur, einen während des Erwärmens, den Anderen während des Abkühlens. Die 8 Einzelwerte aus den 4 Parallelversuchen wurden für jede Temperatur gemittelt.

2. Ergebnisse:

Bei tiefen Temperaturen (15°C) bilden die Wanzen in den Petrischalen sehr schnell einen großen Cluster. Das Einzeltier versucht dabei ins Clusterinnere zu gelangen. Diese Reaktion und die Tendenz der Tiere sich noch enger zusammenzuschließen als bei normalen Raumtemperaturen, führt zur Ausbildung annähernd kegel- oder pyramidenförmiger Cluster. Bei zunehmender Erwärmung wandern meist zuerst die an der Clusterperipherie sitzenden Tiere ab.

Temp.°C	I	II	III
15	$82,8 \pm 17,6$	$96,7 \pm 6,7$	$87,7 \pm 14,4$
18	$73,3 \pm 24,0$	$90,7 \pm 18,6$	$82,0 \pm 21,9$
21	$72,1 \pm 25,1$	$88,8 \pm 24,4$	$80,5 \pm 23,8$
24	$57,7 \pm 27,3$	$81,9 \pm 22,6$	$69,6 \pm 26,6$
27	$52,1 \pm 11,6$	$75,0 \pm 9,3$	$63,5 \pm 15,6$
30	$28,8 \pm 8,3$	$33,8 \pm 12,7$	$31,0 \pm 10,4$
33	$25,5 \pm 9,5$	$40,5 \pm 10,6$	$32,3 \pm 12,3$
36	$23,6 \pm 5,1$	$31,2 \pm 8,2$	$27,4 \pm 7,5$
39	$22,6 \pm 14,0$	$35,2 \pm 18,7$	$28,9 \pm 16,7$
42	0	0	0

Tab. 10. Abhängigkeit des Aggregationsgrades von der Temperatur. Angegeben ist der Aggregationsgrad in Prozent bei Temperaturerhöhung (I) bzw. bei Temperatursenkung (II). Spalte III gibt den Mittelwert von I u. II zusammen wieder.

Wie aus Tabelle 10 und Abb. 10 a, b zu ersehen ist, nimmt der Aggregationsgrad zwischen 15°C - und 27°C nur relativ

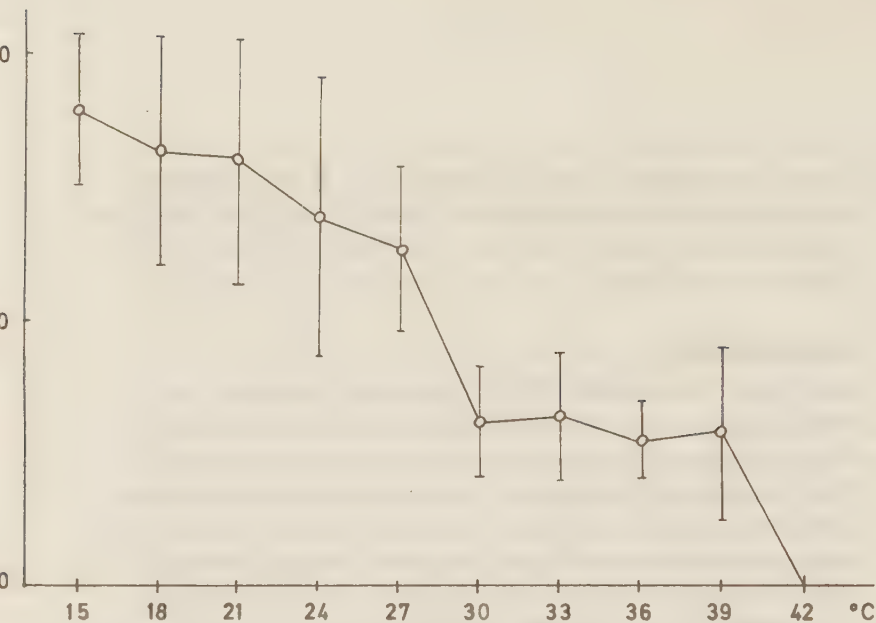


Abb. 10a: Abhängigkeit des Aggregationsgrades von der Temperatur
Ordinate: Aggregationsgrad (%) (s.S. 33).

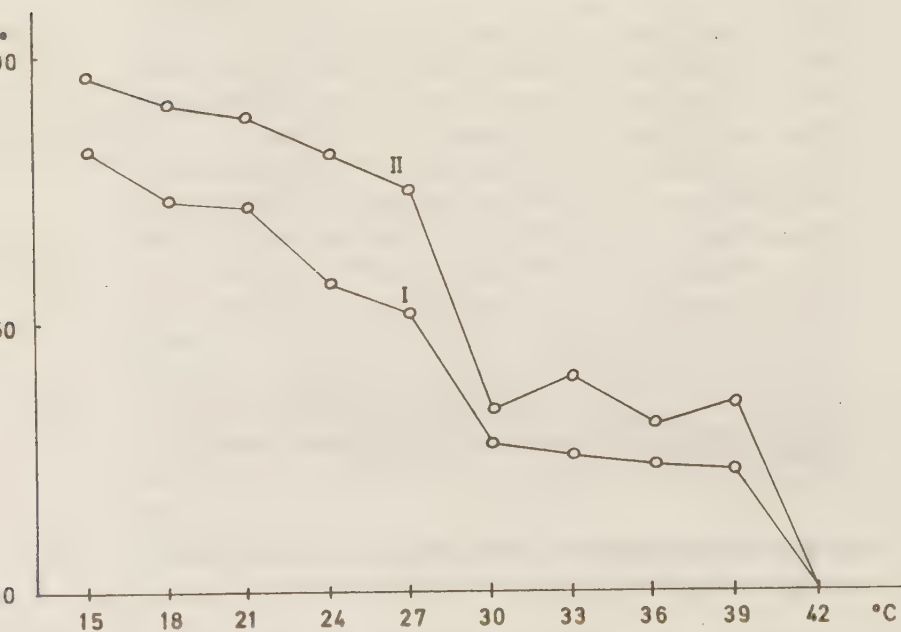


Abb. 10b: Abhängigkeit des Aggregationsgrades von der Temperatur.
I = Temperaturerhöhung; II = Temperatursenkung.

langsam ab. Innerhalb dieses Temperaturintervalls von 12 °C ändert sich die Aggregation lediglich um 26 %. Eine weitere Temperaturerhöhung um 3 °C von 27 auf 30 °C läßt jedoch den Aggregationsgrad von 63 % auf 31 % absinken. Diese sprunghafte Aggregationsabnahme fällt interessanterweise in den Bereich des Temperaturoptimums oder der sog. Vorzugstemperatur der Feuerwanzen, die nach K. HERTER (1924) bei 28,25 °C liegt. Die vorher noch relativ dicht gedrängt sitzenden Tiere liegen nun oft, ohne sich zu berühren, nahe beieinander oder laufen rege umher. Direkt übereinandersitzende oder liegende Wanzen trifft man bei diesen Temperaturen nur noch vereinzelt an. Im Bereich zwischen 30 und 36 °C ist keine nennenswerte Aggregationsänderung zu verzeichnen. Das Verhalten der Larven zwischen 36 und 42 °C ist durch eine deutliche Aktivitätssteigerung gekennzeichnet. Der gegenüber der Temperatur von 36 °C leicht erhöhte Aggregationsgrad bei 39 °C ist meiner Ansicht nach nicht mehr auf normale Geselligkeit zurückzuführen. Vielmehr erscheint es dem Beobachter, als ob den Tieren buchstäblich der Boden unter den Füßen zu heiß werden würde, denn die Larven klettern von Zeit zu Zeit wild übereinander. Diese, aus einem Fluchtpuls entstandenen Ansammlungen, sind jedoch äußerst instabil und brechen teilweise schon nach wenigen Sekunden wieder auseinander. Bei 42 °C laufen die Versuchstiere nur noch ungeregelt umher und fallen teilweise auf den Rücken. Um die Larven nicht zu schädigen wurden die Temperaturen 39 °C nur 10 Minuten lang, 42 °C 5 Minuten lang eingehalten.

IV. Diskussion:

Es gibt viele Arbeiten über Temperaturoptima bzw. Vorzugstemperaturen von Insekten. K. HERTER 1924; F.S. BODENHEIMER u. D. SCHENKIN 1928; R.F. CHAPMAN 1965; G.S. FRAENKEL u. D.L. GUNN 1961). Informationen über den Einfluß der Temperatur auf Aggregationen sind jedoch dünn gesät. J.S. KENNEDY (1939) behauptete, daß die Aggregationen sich sonnender Schistocerca gregaria im Freiland nicht sozialen Ursprungs, sondern zu einem

gewissen Maße auf Temperaturunterschiede des Bodens zurückzuführen seien. Kältere Plätze werden dabei gemieden.

Den Einfluß von Strahlungswärme auf das Aggregationsverhalten von Locusta migratoria untersuchte P. ELLIS (1953). Sie fand, daß bei Applikation von Strahlungswärme die Aggregationstendenz signifikant erhöht war. Eine Steigerung der gegenseitigen Attraktivität unter dem Einfluß von Strahlungswärme war die Ursache dafür. Nach meinen Ergebnissen hat die Temperatur auch bei P. apterus einen starken Einfluß auf das Aggregationsverhalten. Gibt es in der Umwelt der Wanzen inhomogene Temperaturverteilungen, so suchen die Tiere die wärmste Stelle auf und aggregieren dort. Messungen haben gezeigt, daß dabei die Temperatur im Clusterinneren gegenüber der Außentemperatur erhöht ist. Verhinderung der Wärmeabgabe durch Abschluß gegen das Außenklima in Verbindung mit Wärmeaufnahme des Clusters durch Strahlungsabsorption können die Ursachen für diese höhere Clusterinnentemperatur sein.

Welcher Orientierungsmechanismus ist nun bei der temperaturbedingten Clusterbildung denkbar? Nicht auszuschließen wäre eine klinotaktische oder tropotaktische Reaktion wie sie von V.D. WIGGELSWORTH und J.D. GILETT (1934) bei der Raubwanze Rodnius prolixus beschrieben wurde. Dabei muß jedoch in Betracht gezogen werden, daß für Rodnius als Raubinsekt Temperaturunterschiede eine andere biologische Bedeutung haben als für Feuerwanzen. Für Rodnius signalisiert der Wärmereiz die Anwesenheit eines Beutetiers, ist also ein sog. "token-stimulus", ein Ersatzreiz (G.S. FRAENKEL und D.L. GUNN 1961). Eine schnelle und möglichst geradlinige Annäherung an die Beute ist biologisch notwendig. Die temperaturabhängige Clusterbildung bei P. apterus kann am ehesten mit dem bei vielen Tierarten üblichen "Sonnenbaden" verglichen werden. Zu diesem Zwecke ist eine gerichtete, schnelle Orientierung nicht erforderlich. Nach meiner Ansicht könnte der Orientierungsmechanismus der von J.S. KENNEDY (1939) bei Schistocerca gregaria postulierten Reaktion entsprechen. Dort löst eine nicht optimale Temperatur bei Tieren, die sich in

einem "close patchwork of temperatures" bewegen, positive Thermokinesis aus (Erhöhung der Bewegungsaktivität), die beim Erreichen der wärmsten Stelle der Umgebung in negative Thermokinesis (Verminderung der Bewegungsaktivität) umgepolt wird. Erstaunlicherweise ist bei Feuerwanzen die Reaktion auf hohe Lichtintensitäten der Temperaturorientierung entgegengerichtet. Ich vermute, daß es sich um eine positive Photokinesis handelt. Diese wird jedoch bei gleichzeitiger Licht- und Wärmegabe durch die oben beschriebene Temperaturorientierung überlagert.

Meine Versuche in einer uniformen Temperaturumgebung zeigten, daß der Aggregationsgrad merklich von der Temperatur beeinflusst wird. Ähnliche Resultate erzielten A. YOUNG (1968) mit der Baumwollwanze und P.E. ELLIS (1953) mit Wanderheuschrecken.

Die Abnahme/Zunahme des Aggregationsgrades bei Erhöhung/Erniedrigung der Temperatur kann einerseits metabolisch begründet sein, also auf einer Änderung der Bewegungsaktivität beruhen. Andererseits ist anzunehmen, daß verhaltensabhängige Reaktionen ebenfalls eine Rolle spielen. Geht man davon aus, daß hohe Temperaturen mit hoher Aktivität verbunden sind - A. YOUNG (1968) weist dies bei der Baumwollwanze nach - so sollte mit der Temperaturerhöhung eine Aggregationsabnahme verbunden sein, da die Wanzen nicht ruhig sitzen bleiben. Gleichzeitig steigt jedoch auch die Zahl der Kontakte zwischen den Einzeltieren, wodurch wiederum die Neigung zur Clusterbildung erhöht wird (s.S. 28).

Es wäre denkbar, daß im Temperaturbereich zwischen 27 und 30 °C - hier wird ein besonders starker Abfall des Aggregationsgrades beobachtet - der metabolische Effekt überwiegt. Zwischen 30 und 36 °C bleibt die Aggregation relativ konstant, da hier die gestiegene Zahl der Kontakte und die damit verbundene Erhöhung der Aggregationsneigung die Wirkung der temperaturbedingten Aktivitätserhöhung anscheinend ausgleichen.

Bei niederen Temperaturen würde man infolge der geringeren

Aktivität weniger Kontakte zwischen den Wanzen erwarten. Dennoch nimmt der Aggregationsgrad mit fallender Temperatur deutlich zu. Die Verhaltenskomponente, man kann sie als erhöhte Aggregationsappetenz bezeichnen, scheint hier zu überwiegen. Möglicherweise hat die Clusterbildung in gewissem Maße temperaturregulierende Funktion. Man kann annehmen, daß durch die Zusammenballung der Wanzen das Abkühlen des Einzeltieres verlangsamt, bzw. Wärme gespeichert wird.

F. DER EINFLUSS VON PHEROMONEN AUF DAS AGGREGATIONSVERHALTEN

I. Untersuchungen zur Wirkung eines Aggregationspheromons

Einführung:

Olfaktorische Kommunikation durch Pheromone spielt bei einer Vielzahl von Insektenarten eine herausragende Rolle. Besonders bekannt sind in diesem Zusammenhang die Regelfunktionen von Pheromonen bei den dauerhaften Aggregationen der eusozialen Insekten (C.G. BUTLER 1967). Jedoch auch temporäre Insektenaggregationen werden vielfach von einem oder mehreren Duftstoffen gesteuert.

In den letzten Jahren wurden bei vielen Käferarten Aggregationspheromone gefunden, so bei Borkenkäfern (J.P. VITE 1976, J.F. GODBEE et al. 1976), Cerambycidae (T. EISNER u. F.L. KAFATOS 1962) Dermestidae (H.Z. LEVINSON u. A.R. BAR ILAN 1967, 1970, 1973). Aggregationsduftstoffe in Aphidenpopulationen untersuchten G. TAMAKI et al. (1970) und R.H. KAY (1976).

Auch bei gesellig lebenden hemimetabolen Insekten sind Aggregationspheromone entdeckt worden. S. GILETT (1968) fand bei Schistocerca gregaria ein "gregarizing pheromone". Nymphen von Blattella germanica (Blattaridae) werden ebenfalls durch ein Aggregationspheromon in Gruppen zusammengehalten (S. ISHII u. Y. KUWAHARA 1968, S. ISHII 1970).

Obwohl viele Heteropterenarten gesellig leben, gibt es bisher nur wenig Literatur über die Wirkung von Aggregationspheromonen in dieser artenreichen Ordnung. Erstmals berichtete R. MARX (1955) in Ihrer Arbeit über die Bettwanze, Cimex lectularius, von einem "artspezifischen Nestgeruch", der mit zur geselligen Lebensweise der Art beiträgt. Dieser Gedanke wurde von H.Z. LEVINSON u. A.R. BAR ILAN (1971) erneut aufgegriffen. Ihnen gelang es auch den "Versammlungsduftstoff" zu isolieren. Bei der Baumwollwanze Dysdercus intermedius werden Individuen der gleichen Art durch den Duft benachbarter Wanzen angezogen (A. YOUNGWEI u. D.H. CALAM 1969). T. ISHIWATARI (1976) wies bei den Larven der Pentatomidenarten Eurydema rugosa, E. pulchra und Nezara viridula ein Aggregationspheromon nach.

Meine Versuche in Teil D mit antennektomierten Larven hatten gezeigt, daß Wanzen ohne olfaktorische Rezeptoren signifikant schwächer aggregierten als Normaltiere. Es lag also der Schluß nahe, daß Pheromone am Aggregationsverhalten mit beteiligt sind.

1. Vorversuche zur Wirkung des Aggregationsduftstoffes

Einzelnen Imagines und Larven III und IV wurden in Petrischalen wahlweise je 10 Minuten lang getötete (Kälteschock), frisch verendete und betäubte Wanzen, sowie duftfrei gemachte Wanzenkörper angeboten. Duftfreie Wanzenkörper erhielt ich durch 24-stündige Extraktion (Soxhlet) von Wanzen in einem Gemisch aus Methanol : Chloroform 3 : 1 und anschließend in Dichlormethan. Nach der Extraktion wurden die Wanzenkörper 7 Tage lang bei 60 °C getrocknet.

Die Versuchstiere hielten sich bedeutend länger bei den toten bzw. betäubten als bei den extrahierten Wanzen auf. Erstere wurden oft ausgiebig betastet. Häufig kam es auch zu Anstichversuchen an toten und betäubten Wanzen, während die duftfreien Wanzenkörper, die optisch nicht von normalen toten Tieren zu unterscheiden waren, kaum beachtet wurden.

Bot ich den Larven oder Imagines Filterpapier aus Zuchtkästen an, so betasteten sie dies meist heftig mit den Fühlern, während unbeduftetes Papier keine Reaktion auslöste.

2. Gewinnung des Duftstoffes

Aus den Vorversuchen war zu ersehen, daß der Duftstoff gut an Filterpapier absorbiert wird. Deshalb richtete ich in meiner Wanzenzucht "Beduftungsbehälter" ein. In normale Zuchtbehälter (Durchm.: 120 mm, Höhe 105 mm), die ich mit der jeweils gewünschten Zahl an Wanzen besetzte, wurden kleine Rundfilterblättchen (Durchm: 27 mm) eingelegt. Die Rundfilter knickte ich vorher in der Mitte ab um zu verhindern, daß sie sich geldrollenartig übereinanderlegten. Die Beduftungsbehälter enthielten keine Lindensamen um eventuelle Fremddüfte auszuschließen. Die Wanzen aggregierten zwischen und auf den Rundfiltern. Auf Grund von Vorversuchen war bekannt, daß die Rundfilter nach wenigstens 48 Stunden den Wanzenduft angenommen hatten und im Biotest verwendet werden konnten.

3. Die Wirkung des Duftstoffes auf Imagines

In einem biologischen Test sollte nun die Reaktion von adulten Wanzen auf beduftete Rundfilter festgestellt werden.

a. Methode:

Zwischen zwei übereinandergestellte Plastikringe (Durchm.: 200 mm, Höhe 50 mm) konnte ein großer Rundfilter (Durchm.: 240 mm) eingelegt werden und bildete so den Boden einer Rundarena. Auf dem Filterpapierboden ordnete ich im Winkelabstand von 60° , 2 cm vom Arenarand entfernt, alternierend beduftete und unbeduftete Rundfilterblättchen an. Auf jedem der insgesamt 6 Blättchen wurde ein im Soxhlet extrahierter (s.S. 39) Feuerwanzenkörper (=Attrappe) mit etwas Vaseline festgeklebt. Zu Beginn eines jeden Versuches setzte ich eine Wanze in die Arenamitte ein. Nach 10 Minuten Eingewöhnungszeit

registrierte ich für weitere 10 Minuten das Verhalten des Versuchstieres gegenüber den Rundfilterblättchen bzw. den darauf befindlichen Attrappen. Dazu hielt ich mit 2 Stoppuhren die Zeit fest, in der das Versuchstier Kontaktverhalten wie Fühlertasten oder Aufsteigversuche gegenüber bedufteten bzw. unbedufteten Attrappen und Blättchen zeigte. Außerdem wurde die Anzahl der Läufe zu den Attrappen ausgewertet. Zufällige Berührungen oder bloßes Überlaufen der Attrappen wurde nicht gezählt.

Versuchstiere waren Imagines in Diapause. Die Diapause wird bei Feuerwanzen nach I. HODEK (1968) durch Kurztagbedingungen induziert. Ich hielt die Versuchstiere daher vom 5. Larvenstadium an unter Kurztagbedingungen (8 Stundentag). Als Duftquelle dienten Rundfilter, die 10 Tage lang von je 50 Männchen bzw. 50 Weibchen beduftet worden waren. Insgesamt wurden je 20 Versuche mit jeder der folgenden Kombinationen durchgeführt:

<u>Versuchstier</u>	<u>Duftart</u>
Männchen	Männchen
Männchen	Weibchen
Weibchen	Weibchen
Weibchen	Männchen

b. Ergebnisse:

Wie Tabelle 11 zeigt, bevorzugten die Versuchstiere sämtlicher Kombinationen in erheblichem Maße die bedufteten Rundfilter und Attrappen. Sie verbrachten signifikant mehr Zeit bei diesen, ebenso war die Zahl der Läufe zu den bedufteten Attrappen bedeutend höher als zu den unbedufteten. Ich habe nun die Mittelwerte der Reaktionen auf die bedufteten Rundfilter (+Reaktionen in Tab. 11) miteinander verglichen. Dabei ergibt sich, daß diese nicht signifikant unterschieden werden können. Das heißt: Männchen und Weibchen in Diapause differenzieren nicht zwischen Männchen und Weibchenduft.

	Zeit (sek)			Gesamt zeit(s)	Läufe			Zahl der Läufe	
	$\bar{x}$	$\pm$	s		$\bar{x}$	$\pm$	s		
+	24,40	$\pm$	7,52	488,5	6,85	$\pm$	2,87	137	I
-	6,45	$\pm$	4,90	129,0	3,15	$\pm$	2,48	63	
p < 0,0001					p < 0,0001				
+	29,18	$\pm$	10,88	583,5	8,20	$\pm$	3,21	164	II
-	12,08	$\pm$	5,37	241,5	4,30	$\pm$	1,56	86	
p < 0,0001					p < 0,0001				
+	24,05	$\pm$	7,14	481,0	6,65	$\pm$	2,64	133	III
-	8,18	$\pm$	3,8	149,0	2,65	$\pm$	1,26	53	
p < 0,0001					p < 0,001				
+	25,90	$\pm$	6,87	518,0	6,60	$\pm$	2,13	132	IV
-	8,67	$\pm$	3,26	173,5	2,80	$\pm$	1,19	56	
p < 0,0001					p < 0,0001				

Tab. 11. Reaktion von Imagines in Diapause auf beduftete (+) und unbeduftete (-) Filterpapierblättchen mit aufgeklebten Wanzenattrappen (s.S. 41)

- I Männchen gegen Männchenduft
- II Männchen gegen Weibchenduft
- III Weibchen gegen Weibchenduft
- IV Weibchen gegen Männchenduft

Die Imagines reagierten auf den Duft mit Kontaktverhalten. (Betasten, Aufsteigen). Einen längeren Aufenthalt bei einer der Attrappen konnte ich in keinem der insgesamt 80 Einzelversuche beobachten. Auch bei bedufteten Blättchen ohne aufgeklebte Attrappen blieben die Tiere nicht sitzen. Die Imagines benötigen wohl neben olfaktorischen Reizen auch noch taktile oder andere Stimuli um zu aggregieren.

4. Versuche zur Aggregationsbildung von Larven I und II an bedufteten Filterpapierblättchen

a. Methode:

Bei diesen Versuchen verwendete ich die gleichen Rundarenen wie im vorhergehenden Versuch. Hier wurden 3 beduftete und 3 unbeduftete Rundfilter alternierend 4 cm von der Peripherie der Arena entfernt, im gleichen Abstand voneinander angeordnet. Ich hatte die Filterpapierblättchen in der Mitte um 90° abgeknickt und so ausgelegt, daß eine Hälfte auf dem Arenaboden flach auflag, während die andere senkrecht nach oben stand. Auf diesen Blättchen befanden sich im Gegensatz zum oben geschilderten Test keine Wanzenattrappen. Zum Versuch wurden Gruppen von 15 - 17 Larven⁺ in die Arenamitte eingesetzt und mit einem Pinsel auf einer Kreisfläche von ca. 2 - 3 cm Radius verteilt, um eine sofortige Clusterbildung in der Arenamitte zu verhindern. Nun konnten bei Versuchsende oder, wenn gewünscht, zu verschiedenen Zeitpunkten nach Versuchsbeginn die Zahlen der Larven auf den bedufteten Blättchen festgestellt werden (+Tiere). Nicht auf den Duft reagierende Tiere (-Tiere) waren in den meisten Fällen irgendwo am Arenarand zu finden. Um eine optische Orientierung auszuschließen, fanden diese Versuche im völligen Dunkel statt. Abgelesen wurde aus den früher schon geschilderten Gründen (s.S. 19) mit einer Rotlichttaschenlampe.

Versuchstiere waren 2 - 3 Tage alte Larven I, bzw. Larven II 1 - 2 Tage nach der Häutung.

Als Duftquelle dienten in diesem Versuch Rundfilter, die 10 Tage lang in einem Beduftungsbehälter mit 250 Larven und Imagines gelegen hatten.

⁺Die Zahl der pro Einzelversuch eingesetzten Larven war unterschiedlich und richtete sich im wesentlichen nach der Anzahl der zum Versuchszeitpunkt in meiner Zucht verfügbaren gleichaltrigen Larven.

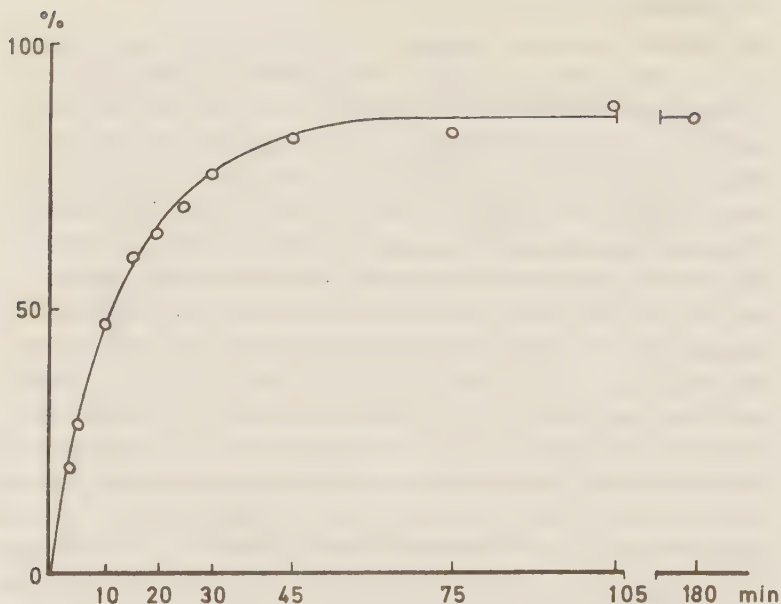


Abb. 11: Attraktionswirkung bedufteter Filterpapierblättchen auf Larven I. Zeitlicher Verlauf der Attraktion. Ordinate: Zahl der Larven auf den bedufteten Rundfiltern (+ Tiere) in %.

b. Ergebnisse:

Larven I: Insgesamt bevorzugten die Larven I eindeutig die bedufteten Rundfilter (Tab. 12). Der zeitliche Verlauf der Reaktion auf den Duftstoff wird in Tab. 13 und Abb. 11 veranschaulicht. Die Larven besetzen am Anfang des Versuches die bedufteten Rundfilter sehr rasch. Nach 30 Minuten findet man bereits 74,5 % der Versuchstiere auf den bedufteten Blättchen. Nach 105 Minuten hatten 134 ($87 \pm 7,5$ %) von 154 Larven auf das Pheromon reagiert. Die Zahl der attrahierten Tiere änderte sich dann nur noch unwesentlich. Interessanterweise verteilten

Vers. Nr.	Zahl Larven I	+ Tiere	%	- Tiere	%
1	16	13	81,25	3	18,75
2	16	13	81,25	3	18,75
3	15	14	93,33	1	6,67
4	15	12	80,00	3	20,00
5	15	12	80,00	3	20,00
6	15	12	80,00	3	20,00
7	15	14	93,33	1	6,67
8	15	15	100,00	0	0,00
9	15	14	93,33	1	6,67
10	17	15	88,23	1	11,77
154		134		20	
$\bar{x}$	15,4	13,4	87,0	2,0	12,9
s	0,7	1,2	7,6	1,1	7,5

Tab 12. Reaktion von Larven I auf beduhtete Rundfilter. Versuchsdauer 105 min. + Tiere = Larven auf beduhteten Rundfiltern; - Tiere = Larven nicht auf beduhteten Rundfiltern (s.S. 44)

Zeit min	$\bar{x}$	$\pm$	s
0	0		
3	20,1	$\pm 11,2$	
5	28,6	$\pm 14,3$	
10	47,2	$\pm 17,2$	
15	59,6	$\pm 17,2$	
20	64,8	$\pm 15,5$	
25	69,4	$\pm 16,9$	
30	74,5	$\pm 16,7$	
45	81,6	$\pm 14,7$	
75	82,1	$\pm 13,6$	
105	87,0	$\pm 7,5$	
180	85,0	$\pm 9,4$	

Tab. 13. Zeitlicher Verlauf der Reaktion von Larven I auf den Duftstoff. Angegeben sind die Zahlen der Tiere auf den beduhteten Rundfiltern in Prozent (Mittelwerte aus 10 Parallelversuchen); s.S. 44.

sich die Larven meist nicht gleichmäßig auf den 3 bedufteten Rundfiltern, vielmehr war oft die Hauptzahl der + Tiere auf einem einzigen der bedufteten Blättchen versammelt. Nur selten fand ich Einzeltiere auf bedufteten Rundfiltern. Im weiteren ist dabei folgende Beobachtung von Interesse: Hatten mehrere Larven nach einer bestimmten Versuchszeit einen bedufteten Filter erreicht, so waren sie zu Anfang meist auf dem Blättchen verstreut. Im Laufe des Versuches verringerten sich dann die Abstände zwischen den Einzeltieren, bis sie schließlich in direktem Kontakt miteinander standen und einen Cluster bildeten.

Larven II:

Auch Larven II wurden in der gleichen Versuchsanordnung von den bedufteten Blättchen attrahiert. Der zeitliche Reaktionsverlauf war nahezu identisch mit dem von Larven I. Nach 105 Minuten saßen insgesamt 137 von 149 Versuchstieren ($83,5 \pm 13,6\%$) auf den bedufteten Rundfiltern.

5. Reaktion von Larven I auf den Duft von Männchen, Weibchen und Larven.

Im weiteren testete ich nun in der beschriebenen Versuchsanordnung die Attraktionswirkung des Duftes unterschiedlicher Herkunft. Duftquelle waren Filterpapierblättchen, die 48 Stunden lang von jeweils 50 Männchen, Weibchen oder Larven III beduftet worden waren.

In allen drei Versuchsreihen bevorzugten die Larven wieder deutlich die bedufteten Rundfilter ($p < 0,001$). Die Larven reagierten insgesamt etwas stärker auf den Duft von Weibchen und Larven III als auf den von Männchen (Tab. 14). Ein signifikanter Unterschied konnte jedoch nicht festgestellt werden. Auch Larven II wurden, wie Vorversuche gezeigt hatten, von unterschiedlich bedufteten Blättchen angezogen.

Weibchenduft				Männchenduft			Larvenduft		
Vers. Nr.	Anzahl Larven	+	%	Anzahl Larven	+	%	Anzahl Larven	+	%
1	10	8	80,0	10	4	40,0	10	9	90,0
2	9	6	66,6	9	9	100,0	10	5	50,0
3	9	7	77,7	9	8	88,8	10	10	100,0
4	10	10	100,0	10	7	70,0	10	5	50,0
5	10	9	90,0	10	9	90,0	10	10	100,0
6	10	10	100,0	10	6	60,0	10	7	70,0
7	10	8	80,0	10	9	90,0	10	10	100,0
8	10	8	80,0	10	7	70,0	10	8	80,0
9	10	10	100,0	10	7	70,0			
10	10	6	60,0	10	6	60,0			
98		82		98	72		80	64	
$\bar{x}$		83,4				73,9	80,0		
s		14,0				18,3	21,4		

Tab. 14. Attraktionswirkung des Duftes von Weibchen, Männchen und Larven III auf Larven I.+ = Larven auf bedufteten Rundfiltern (s.S. 46).

6. Attraktionswirkung von Extrakten aus beduftetem Filterpapier.

Versuche den Duftstoff aus beduftetem Filterpapier zu extrahieren zeigten, daß dieser gut löslich in Dichlormethan ist. Dazu habe ich Filterpapier, das 10 Tage lang von 250 Imagines beduftet worden war, in 50 ml Dichlormethan 14 Tage bei Raumtemperatur aufbewahrt. Anschließend wurde das Filterpapier entfernt und das Lösungsmittel abgeblasen. Es blieb ein schmieriger farbloser Rückstand, der für die menschliche Nase intensiv nach Feuerwanzen roch. Der Rückstand wurde noch 10 Minuten lang im Luftstrom getrocknet und anschließend wieder in 2 ml Dichlormethan aufgenommen.

Wurden nun 100 Mikroliter dieses Extraktes auf Filterpapier-

Vers. Nr.	Zahl Larven I	+ Tiere	%
1	21	19	90,5
2	18	15	83,3
3	16	14	87,5
4	15	14	93,3
5	15	12	80,0
6	15	11	73,3
100		85	
$\bar{x}$			84,8
s			7,3

Tab. 15. Attraktionswirkung des Dichlormethanextraktes aus bedufteten Rundfiltern auf Larven I.

blättchen aufgetragen und nach Verdampfen des Lösungsmittels im Arenaversuch gegen Larven I getestet, so waren die bedufteten Blättchen höchst attraktiv für die Versuchstiere. Von insgesamt 100 Larven I wurden 85 innerhalb von 2 Stunden durch den Extrakt angezogen (Tab. 15). An dieser Stelle muß gesagt werden, daß es mit Gruppen von Larven III - V, bzw. Imagines nicht gelang Aggregationen an beduftetem Filterpapier herbeizuführen. Die Tiere bildeten zwar teilweise sehr rasch Cluster in den Arenen, jedoch unabhängig von den bedufteten Filterblättchen.

Von Dichlormethanextrakt auf Rundfiltern, die 48 Stunden lang durch 100 Wanzen beduftet worden waren, wurden unterschiedliche Duftdosierungen gegen Larven I getestet. 1 ml Extrakt pro Rundfilter war für $83,3 \pm 12,46$ % der Versuchstiere attraktiv. 100 Mikroliter pro Rundfilter zogen noch $52,2 \pm 19,49$ % der Larven an während bei 50 Mikroliter Extrakt $43,3 \pm 29,11$ % reagierten.

7. Die Hautdrüsen der Feuerwanzen.

Hatten meine bisherigen Versuche die Wirkung eines Aggregationsduftstoffes auf Larven I und II nachgewiesen, so galt es nun festzustellen wo der oder die Duftstoffe produziert werden. Es ist hier notwendig einen kurzen Überblick über die Hautdrüsen der Feuerwanzen zu geben.

Wie schon lange bekannt (P. MAYER 1874), besitzen die Wanzen sog. "Stink- oder Duftdrüsen". In ihnen werden Sekrete produziert, die bisher meist als Abwehrstoffe (insect repellents) beschrieben wurden (H. REMOLD 1962, R. SCHUHMACHER 1971). Bei den Feuerwanzen-larven findet man 3 dorsal im Abdomen gelegene Drüsen (H. HENDRICI 1938, G. STEIN 1966, 1967), deren Mündungen zwischen den Tergiten des 3. und 4. (1. Drüse), 4. und 5. (2. Drüse) und 5. und 6. (3. Drüse) Hinterleibsegmentes liegen. Die Orificien sind mit bloßem Auge als dunkle elliptische Punkte deutlich sichtbar. Jede dieser Öffnungen besteht aus zwei länglichen Schlitzten, die von stark verdickter Kutikula umgeben sind. Die Imagines besitzen ebenfalls 3 abdominale Drüsen, die identisch mit den larvalen Drüsen sind. Nach Entfernung der Hemelytren sind die Öffnungen sichtbar. Im Gegensatz zu den Larven ist bei den Imagines jedoch die 3. Drüse in allen Fällen kollabiert, ohne Inhalt, also nicht mehr funktionsfähig. Die beiden vorderen Drüsen habe ich jedoch vor allem bei jüngeren Imagines stets prall gefüllt vorgefunden.

Neben den dorsoabdominalen Drüsen besitzen die Imagines noch einen metathorakalen Drüsenkomplex, der paarig angelegt ist und seitlich hinter jeder Methacoxa liegt. Er besteht aus einer kugelförmigen Drüse und einem in viele Falten gegliederten Reservoir, aus dem das Sekret über einen Ausleitungskanal und eine Abflußrinne nach außen abgegeben werden kann. (H. HENDRICI 1940).

Nach Geruchsanalysen kann ich die Sekrete der beschriebenen Drüsen folgendermaßen charakterisieren:

- Sekret der thorakalen Drüsen der Imagines:
unangenehm stechend, typischer Wanzengestank.

- Sekret der 1. dorsoabdominalen Drüse:
schwerer aromatischer Geruch
- Sekret der 2. dorsoabdominalen Drüse:
frischer, angenehmer, aromatischer Geruch.
- Sekret der 3. dorsoabdominalen Drüse:
unangenehm stechend, typischer Wanzengestank.

8. Sind die Sekrete der dorsoabdominalen Drüsen am Aggregationsverhalten beteiligt?

Vorversuche hatten gezeigt, daß Filterpapierschnitzel, die mit dem Sekret der 1. und 2. abdominalen Drüse benetzt waren von Feuerwanzenlarven betastet wurden. Aggregationsversuche in Rundarenen verliefen jedoch negativ. Um das Verhalten der Larven gegenüber den reinen Drüsensekreten quantifizieren zu können, wurden die im folgendem beschriebenen Tests durchgeführt.

a. Methode:

Die Gewinnung der Drüsensekrete:

Die Drüsensäckchen der Rückendrüsen CO_2 -betäubter Wanzen konnte ich mit einer Iritektomieschere unter der Stereolupe heraus-schneiden. Zerdrückte man sie auf einem Filterpapierschnitzel, so wurde das Sekret freigesetzt. Einfacher und schneller ließen sich die Sekrete jedoch von frisch abgestreiften Exuvien der Larven isolieren. Unter dem Binokular sind die mitgehäuteten Drüsen-intimae deutlich als flüssigkeitsgefüllte Bläschen zu erkennen und können, zusammen mit dem Kutikulabereich der Mündungsregion, freipräpariert werden.

Test:

In Petrischalen (90 mm Durchm.) ordnete ich 1 cm von der Wand in gleichem Abstand voneinander 6 Filterpapierblättchen (5mm Durchm.) an. Auf dreien dieser Blättchen zerquetschte ich vor Versuchsbeginn je eine, aus einer Exuvie herauspräparierte, Drüse. Anschließend schüttete ich aus einem Gläschen 10 Larven II in die Mitte der Petrischale und schloß den Deckel. Nun wurde 15 Minuten lang alle 30 Sekunden die Zahl

der Tiere, die direkten Antennenkontakt mit duftenden, bzw. nicht duftenden Filterpapierblättchen hatten, festgehalten. Pro Einzelversuch fanden also 30 Ablesungen statt. Für jede der 3 abdominalen Drüsensekrete wurden 10 Parallelversuche durchgeführt.

b. Ergebnisse:

1. und 2. dorsoabdominale Drüse:

In allen Versuchen wurden signifikant mehr Wanzen bei den bedufteten als bei den unbedufteten Blättchen gezählt ($p < 0,001$; Tab. 16). Die Versuchstiere, die meist rege in den Petrischalen umherliefen verlangsamten, wenn sie sich bis auf 1 - 2 cm den duftenden Blättchen genähert hatten ihre Bewegungen, drehten sich in Richtung auf die Blättchen und näherten sich mit vorgestreckten Fühlern langsam der duftenden Stelle. Das Blättchen wurde meist einige Sekunden lang betastet, der Lauf dann jedoch wieder fortgesetzt. Im Durchschnitt wurden zwar etwas mehr Larven an den nach dem Sekret der 2. Drüse duftenden Blättchen gezählt, Die Unterschiede zwischen 1. und 2. Drüse waren jedoch nicht signifikant.

3. Drüse:

Im Vergleich zu Drüse 1. und 2. haben die Inhaltsstoffe der 3. Drüse geradezu entgegengesetzte Wirkung. In diesen Versuchen hielten sich im Durchschnitt mehr Larven bei den unbedufteten als bei den bedufteten Filterpapierblättchen auf (Tab. 16). Die Umgebung der Duftquellen im Versuchsaum wurde von den Wanzen gemieden. Dies führte dann zwangsläufig zu einer Erhöhung der Wanzenzahlen bei den unbedufteten Filterpapieren.

Auch Tiere der anderen Larvenstadien und Imagines habe ich in Einzelversuchen Drüsensekrete auf Filterblättchen angeboten und ihre Reaktion beobachtet. Dabei zeigten alle Altersstufen ein, der Reaktion der Larven II vergleichbares

Vers. Nr.	1.Drüse		2.Drüse		3.Drüse	
	+	-	+	-	+	-
1	11	4	8	1	1	6
2	6	5	10	2	0	6
3	13	3	7	7	2	14
4	6	5	17	1	3	5
5	10	5	13	0	0	21
6	9	2	11	3	5	11
7	8	3	12	2	2	5
8	7	5	7	1	4	3
9	7	2	9	2	2	6
10	11	2	9	4	2	7
$\bar{x}$	8,8	3,6	10,3	2,3	2,1	8,4
s	2,4	1,3	3,1	2,0	1,6	5,5
p < 0,001		P < 0,001		p < 0,02		

Tab. 16. Wirkung der reinen Drüsensekrete (1., 2. u. 3. dorsoabdominale Drüse) auf Larven II. 10 Versuchstiere/Petrischale. + = Zahl der Kontakte mit bedufteten Filterblättchen. - = Zahl der Kontakte mit unbedufteten Filterblättchen (s.S. 51).

Verhalten. Mit vorgestreckten Fühler erfolgte eine langsame Annäherung an die, nach dem Sekret der 1. und 2. Drüse duftenden Blättchen. Blättchen, die nach dem Sekret der 3. Drüse dufteten wurden dagegen gemieden und riefen Alarmverhalten hervor (s.S. 56).

Die Ergebnisse dieser Vereuche lassen vermuten, daß die Sekrete oder zumindest Sekretbestandteile der 1. und 2. dorsoabdominalen Drüsen bei der Bildung oder Aufrechterhaltung von Aggregationen mit beteiligt sind. Das Sekret der 3. Drüse

wirkt dagegen abstoßend auf Feuerwanzen.

9. Diskussion:

Durch meine Versuche konnte die Wirkung mindestens eines, vielleicht mehrerer Duftstoffe auf das Aggregationsverhalten von P. apterus nachgewiesen werden. Larven des 1. und 2. Entwicklungsstadiums werden in einer Rundarena von bedufteten Filterpapierblättchen angelockt. Dieser Duftstoff wird, da er zumindest bei den ersten beiden Larvenstadien an der Aggregationsbildung beteiligt ist, als Aggregationspheromon bezeichnet. Aus den Versuchen geht hervor, daß das Auffinden der bedufteten Rundfilter im völlig Dunkeln ausschließlich pheromonabhängig ist. Wie aber kommt es zur Ausbildung der Cluster auf den Rundfiltern?

Da die Wanzen den, im Verhältnis zur geringen Größe der Larven I, recht großen Rundfilter nicht alle an der gleichen Stelle erreichen, sind sie anfangs auf diesem verstreut. Beim Erreichen des optimalen "Duftortes" wirkt nun der Duftstoff nicht als "Arrestant" (V.G. DETHIER et al. 1960), vielmehr bewegen sich die Tiere weiter auf dem Rundfilter, bis es zur Clusterbildung kommt. Es könnte nun, da der Duftreiz, ausgehend von der künstlichen Pheromonquelle für alle Tiere gleich ist, der Eigenduft der Larven als neuer Stimulus wirken und zur gegenseitigen Attraktion führen. Es kann jedoch auch sein, daß die Aggregationsappetenz durch den Duftstoff allein nicht abgedeckt ist. Dies würde bedeuten, daß die Tiere auch nach Auffinden der Duftquelle noch weitersuchen bis Berührungsreize, bzw. der direkte Kontakt mit anderen Larven eine Clusterbildung induziert.

Auch bei anderen Wanzenarten sind in letzter Zeit Aggregationspheromone entdeckt worden. Die Aggregationsbildung von Larven I der Pentatomiden Eurydema pulchra, E. rugosa und Nezara viridula wird durch einen in Dichlormethan löslichen Duftstoff beeinflusst. Dabei soll Hexenal als "attractant" und "arrestant" wirken (T. ISHIWATARI 1976). Auch Larven I der Feuerwanzen wurden von Dichlormethanextrakten aus beduft-

teten Filterpapieren angezogen. Hexenal als Wirkstoffkomponente bei der Aggregation möchte ich bei P. apterus ausschließen; in meinen Versuchen jedenfalls wirkte es abstoßend auf Feuerwanzen (s.S. 63).

H.Z. LEVINSON u. A.B. BAR ILAN (1971) gelang es einen Versammlungsduftstoff der Bettwanze aus bedufteten Filterblättchen zu isolieren. Das methanollösliche Pheromon wird von Männchen und Weibchen produziert und lockt Individuen beider Geschlechter an. Aus meinen Versuchen geht hervor, daß Filterpapierblättchen, die von Männchen, Weibchen oder Larven beduftet worden waren, gleichermaßen attraktiv für Larven I bzw. II sind.

Im Gegensatz zur Reaktion der ersten beiden Larvenstadien gelang es nicht, Gruppen von Imagines oder älteren Larven zur Aggregation an bedufteten Filterpapieren zu bringen (s.S. 48). Bot ich jedoch einzelnen adulten Wanzen in einer Rundarena wahlweise Attrappen auf bedufteten bzw. unbedufteten Filtern an, so liefen sie die bedufteten Attrappen signifikant häufiger an und betasteten sie länger als die unbedufteten. Die Versuchstiere reagierten also mit Kontaktverhalten auf den Wanzenduft. Möglicherweise sind für die Aggregationsbildung der älteren Wanzen andere Stimuli, z.B. taktiler Art, bzw. das Zusammenspiel verschiedener Reizqualitäten notwendig. Denkbar ist in diesem Zusammenhang auch die Wirkung chemo-taktiler Substanzen, wie sie erst kürzlich bei Telegryllus commodus beschrieben wurde (B. RENGE u. W. LOHER 1977).

Die von R. SCHUHMACHER (1971) geäußerte Vermutung, daß die Drüsenkomplexe der Feuerwanzen nicht nur als Organe der Feindabwehr dienen, sondern auch durch eine oder mehrere Duftkomponenten das Sozialverhalten steuern, konnte durch meine Versuche unterstützt werden. Wie die Versuche mit reinen Drüsensekreten zeigten, sind es mit hoher Wahrscheinlichkeit Sekretkomponenten der 1. und 2. dorsoabdominalen Drüsen der Larven und Imagines, die am Aggregationsverhalten mit beteiligt sind; zumindest lösen die Sekrete bei Larven und Imagines Verhaltensweisen aus, die dem Kontaktverhalten ähnlich sind.

II. Untersuchungen zur Wirkung eines Alarmpheromons

Einführung:

Die Existenz von Alarmpheromonen bei vielen staatenbildenden Hymenoptera- und Isopteraarten ist wohlbekannt (U. MASCHWITZ 1966, M.S. BLUM 1969, H.H. SHOREY 1973). W. TANNERT u. BUI CONG HIEN (1973) beschreiben eine Alarmwirkung des Pygidialdrüsensekrets bei Blaps mucronata (Coleoptera). Bei Khaprakäferlarven wurde ein Repellentpheromon entdeckt, das Larven und Imagines beider Geschlechter abstößt (W. TANNERT u. BUI CONG HIEN 1976). Auch bei einigen Blattlausarten wiesen verschiedene Autoren Alarmpheromone nach, die zur Auflösung von Aggregationen führen (W.S. BOWERS et al. 1972; C.G. KISLOW u. A. LUDLOW 1972; L.J. EDWARDS et al. 1973).

Bei den Heteroptera haben erstmals D.H. GALAM und A. YOUDEQWEI (1968) ein Alarmpheromon beschrieben. Das Sekret der 3. dorso-abdominalen Drüse der Larven von Dysdercus intermedius bringt Aggregationen art eigener Individuen zur Auflösung. Auch die Bettwanze entläßt, wenn sie gestört wird, ein Sekret aus ihren Stinkdrüsen, das bei Larven und Imagines Alarmverhalten auslöst (H.Z. LEVINSON u. A.B. BAR ILAN 1971; H.Z. LEVINSON et al. 1974). In ähnlicher Weise reagieren auch die Larven von Eurydema pulchra, E. rugosa und Nezara viridula auf einen Duftstoff mit Alarmverhalten (T. ISHIWATARI 1974).

Wie meine Versuche zur Wirkung der Drüsensekrete im Zusammenhang mit dem Aggregationspheromon gezeigt hatten, meiden Feuerwanzen Orte, die mit dem Sekret der 3. Drüse benetzt waren.

1. Vorversuche zum Alarmpheromon

Zwickt man Feuerwanzenlarven mit einer Pinzette oder irritiert sie auf irgendeine Weise stark, so lassen sie einen kleinen Sekrettropfen aus der Öffnung der 3. Drüse austreten. Gleichzeitig kommt aus dem Anus ein größerer Tropfen einer klaren, wässrigen Flüssigkeit. Mit den Hinterbeinen vermischt die Larve dann blitzschnell beide Tropfen auf den Tergiten der letzten Hinterleibs-

segmente. Sofort ist der unangenehme, stechende Wanzengeruch wahrnehmbar. Auch bei Imagines tritt dieser Geruch auf, wenn die Tiere sehr stark irritiert werden oder wenn man den Thorax einer Wanze zerquetscht. Andere Wanzen meiden die Umgebung von Artgenossen, die gerade Drüsensekret freigesetzt haben.

Legt man kleine Filterpapierschnitzel auf denen 3. Drüsen bzw. der Thorax einer Imago zerdrückt wurden, in unmittelbare Nähe eines Wanzenclusters, so kann man innerhalb weniger Sekunden folgendes Verhalten beobachten:

Heben der Antennen - ruckartiges Aufrichten aus der Ruhelage - heftige Schüttelbewegungen, wenn Artgenossen auf einer Wanze sitzen - starkes Auf- und Abbewegen der Antennen - schnelle Fluchtläufe aus dem Bereich der Duftquelle - wiederholtes Antennenputzen.

Dieses typische Alarmverhalten zeigen alle Entwicklungsstadien von P. apterus. Es führte in vielen Fällen zur vollständigen Auflösung von Aggregationen. Einzeltiere reagieren gegenüber dem Duftstoff ähnlich wie Clustertiere. Bemerkenswert ist jedoch, daß die Alarmreaktion von aggregierten Wanzen meist heftiger und schneller abläuft als die von Einzeltieren. Im Cluster löst die Applikation des Alarmstoffes oftmals eine panikartige Reaktion aus. Einige besonders reaktive Wanzen beginnen unvermittelt zu flüchten, stoßen dabei an andere, noch ruhende Artgenossen und reißen diese dadurch mit.

Auch im Freiland (Nymphenburger Park) konnte ich durch die Applikation des 3. Drüsensekretes oder durch Zerdrücken einer Wanze im Cluster jederzeit Alarmverhalten auslösen.

2. Biotest zur Wirkung des Alarmpheromones

Um die Alarmpheromonreaktion der Feuerwanzen möglichst wirklichkeitsnah zu testen, schien es mir am geeignetsten die Auflösung von Clustern durch das Pheromon zu verursachen, dabei den Prozentsatz reagierender Wanzen festzustellen und den zeitlichen Verlauf der Reaktion zu messen. Zur Durchführung dieses Vorhabens

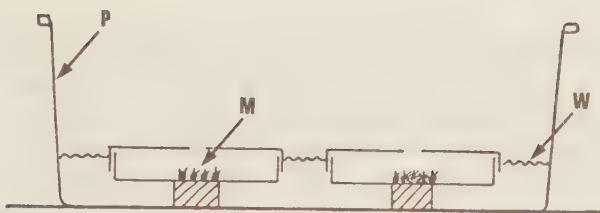


Abb. 12: Versuchsanordnung des Alarmpheromon Biotest.
P = Plastikwanne; M = Mittelkreis; W = Wasserspiegel

war es notwendig, die Feuerwanzen an einem definierten Ort im Versuchsgefäß zu versammeln.

a. Methode:

An die Unterseite von Petrischalenböden klebte ich, genau in die Mitte, kleine Plastikringe (Durchm. 25 mm, Höhe 15 mm). Die Petrischalen standen so auf kleinen Säulen und wurden nun am Boden einer Plastikwanne festgeklebt (Abb. 12). Von oben betrachtet zeichnete sich durch die Säulen in der Mitte der Petrischale eine Kreisfläche von 25 mm Durchmesser ab. In jede Petrischale setzte ich 15 Wanzen ein und schloß den Deckel. Dann füllte ich ca. 38 - 40 °C warmes Wasser in die Plastikwanne, so daß die Petrischalen etwa bis zur halben Höhe der Seitenwände unter Wasser standen. Der gesamte Boden der Petrischalen, mit Ausnahme der Mittelkreise, wurde so auf ca. 40 °C erwärmt. Die Wanzen versuchten dem Bereich der erhöhten Bodentemperatur zu entkommen und die meisten Tiere versammelten sich innerhalb von 30 - 60 Sekunden genau im Mittelkreis. Nach 3 - 5 Minuten wurde das Wasser allmählich gegen 25 - 27 °C warmes Wasser ausgetauscht. Anschließend applizierte ich das Sekret der 3. Drüse.

Bei allen Versuchen arbeitete ich mit dem Inhalt einer 3. Drüse. Dazu wurde entweder das Sekret von der Drüsenöffnung einer gereizten Larve direkt mit einem kleinen Filterpapierblättchen (5 mm Durchmesser) abgesaugt, oder eine Drüse, die ich aus einer Exuvie freipräpariert hatte, auf Filterpapier zerdrückt.

Mit einer Pinzette hielt ich nun das Blättchen, durch eine Öffnung in der Mitte des Petrischalendeckels, direkt über die in der Gefäßmitte versammelten Wanzen. Dann notierte ich vom Zeitpunkt der Duftstoffzugabe an, alle 10 Sekunden, die Anzahl der Tiere, die sich noch im Mittelkreis befanden und erhielt so ein Maß für die Auflösung der Aggregation in der Zeit. Kontrollversuche wurden in gleicher Weise mit duftfreien Blättchen durchgeführt.

b. Ergebnisse:

Zeitlicher Verlauf der Alarmpheromonreaktion von Larven IV:

Die Versuchstiere reagierten ausserordentlich schnell auf den Alarmstoff (Tab. 17 Abb. 13). Erste Antennenreaktionen konnten schon 1 - 2 Sekunden nach der Pheromongabe beobachtet werden. Nach 10 Sekunden hatte bereits annähernd die Hälfte aller Versuchstiere den Mittelkreis und damit den Ort der höchsten Pheromonzentration verlassen. Die Wanzen zeigten dabei das gesamte Verhaltensmuster der schon früher beschriebenen Alarmreaktion (s.S. 56) und verstreuten sich im Gefäß. Sie bevorzugten nun die Peripherie der Petrischalen und schreckten, wenn sie dem Mittelkreis und damit der Duftquelle zu nahe kamen wieder zurück. Nach Ablauf einer Minute zählte ich im Durchschnitt aller 13 Einzelversuche nur noch $1,15 \pm 1,4$ Versuchstiere innerhalb des Mittelkreises, das entspricht $9,3 \pm 11,4$ %. Nach insgesamt 2 Minuten war die Zahl nochmals um die Hälfte abgesunken. Nach 4 Minuten konnte in 3 der 13 Versuche noch je eine Larve im Mittelkreis gezählt werden, bei allen übrigen war der Kreis leer.

In gleichzeitig durchgeführten Kontrollversuchen mit duftfreien Filterpapierblättchen änderte sich die Wanzenzahl im Mittelkreis während der Versuchsdauer nur unwesentlich. Zwar löste sich das eine oder andere Tier aus der Aggregation und lief im Versuchsgefäß umher, dies entsprach jedoch der natürlichen Fluktuation innerhalb eines Wanzenclusters. Da der Unterschied im Verhalten zu den Versuchen mit Drüsen-

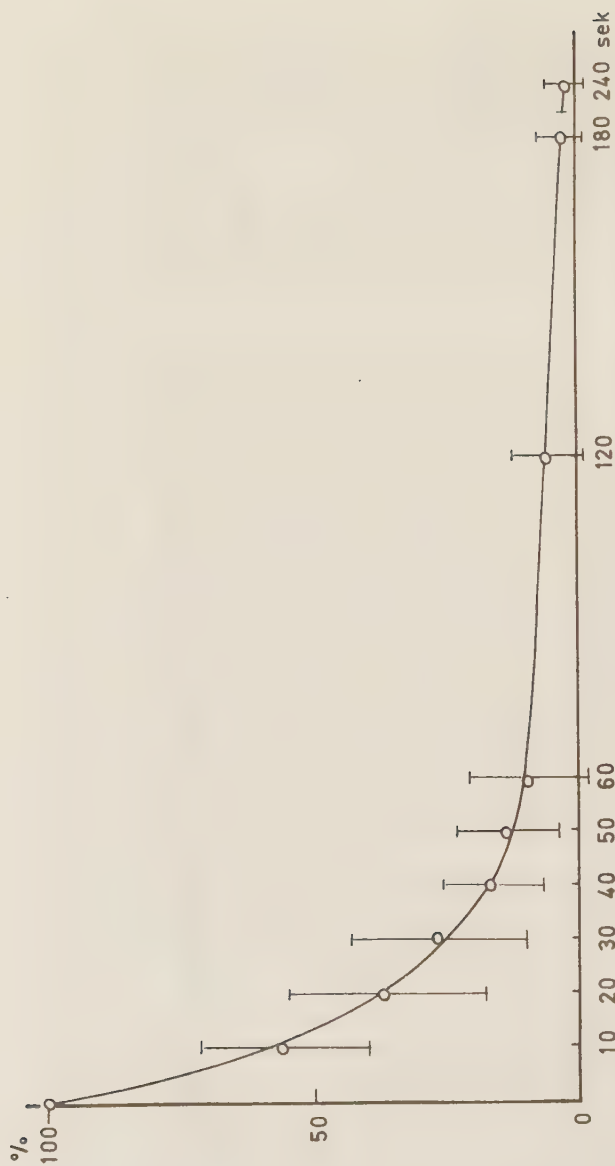


Abb. 13: Wirkung des Sekrets der 3. dorsoabdominalen Drüse auf Larven IV. Die Kurve gibt die Abnahme der Wanzenzahl (%) im Mittelkreis der Versuchsbehälter in Abhängigkeit von der Zeit wieder (s. S. 58).

sekret so eklatant war, konnte auf eine quantitative Erfassung dieser Wanzenbewegungen verzichtet werden.

Applizierte ich einer Wanzengruppe 30 Minuten nach dem ersten Versuch erneut Alarmpheromon, so erfolgte die Reaktion in gleicher Weise wie beim ersten Mal.

3. Vergleich der Alarmpheromonreaktion bei verschiedenen Altersstufen.

Wie schon beschrieben, konnte sowohl durch das Sekret der 3. Drüsen als auch durch die Inhaltsstoffe der thorakalen Drüsen Alarmreaktionen bei allen Altersstufen ausgelöst werden. Mich interessierte nun, ob ein unterschiedliches Verhalten der einzelnen Larvenstadien bzw. der Imagines gegenüber dem Alarmpheromon feststellbar wäre. Diese Annahme war naheliegend, da ja auch gegenüber dem Aggregationspheromon unterschiedliche Reaktionen zu beobachten waren (s.S. 54). Dazu testete ich alle Larvenstadien sowie adulte Wanzen in der beschriebenen Versuchsanordnung (s.S. 57).

Als Pheromonquelle verwendete ich 3. Drüsen aus Exuvien von Larven V. Vergleichsgrundlage für die Versuche mit Larven II - V und Imagines war die Zahl der Tiere, die 10 Sekunden nach Zugabe des Alarmstoffes den Mittelkreis verlassen hatten. Wie sich während des Tests zeigte, konnten Larven I nicht in dieses Bewertungsschema miteinbezogen werden, da ihre Laufgeschwindigkeit wesentlich geringer war als die der größeren Wanzen.

Als Reaktionsmaß wertete ich bei diesen Tieren die erste Laufbewegung, gleich ob das Tier dabei den Kreis verließ oder nicht.

a. Ergebnisse:

Larven II - IV, Imagines:

Es zeigte sich, daß die Reaktion auf das Alarmpheromon mit

Vers.Nr.	1	2	3	4	5	$\bar{x}$	$\pm$ s
Larven I	69,2	78,6	64,3	57,2	66,7	67,2 $\pm$	7,8
Larven II	50,0	71,4	61,5	54,5	61,5	59,8 $\pm$	8,1
Larven III	61,6	60,0	69,2	50,0	54,6	59,1 $\pm$	7,3
Larven IV	46,7	54,4	42,9	40,0	53,4	47,3 $\pm$	6,1
Larven V	40,0	23,0	60,0	50,0	46,2	43,8 $\pm$	13,7
Imagines	35,7	42,9	46,7	28,6	35,7	37,9 $\pm$	7,0

Tab. 18. Vergleich der Alarmpheromonreaktion verschiedener Entwicklungsstadien. Angegeben sind die Prozentzahlen der reagierenden Tiere (10 sek nach Pheromonzugabe); s.S. 63.

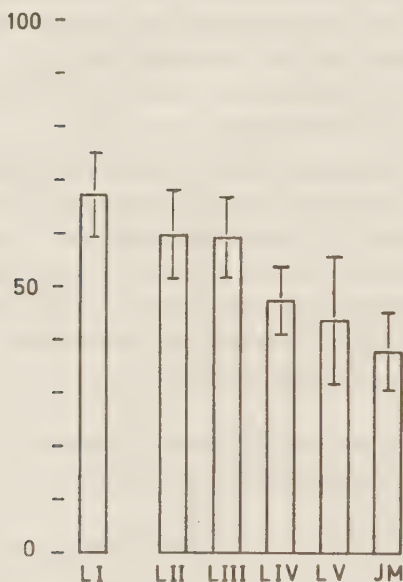


Abb. 14: Reaktion verschiedener Entwicklungsstadien auf das Alarmpheromon. Die Säulen drücken den Prozentsatz der nach 10 sek reagierenden Tiere aus (s.S. 63).

zunehmenden Alter der Versuchstiere abnimmt (Tab. 18, Abb. 14). Nach 10 Sekunden waren durchschnittlich 59,8 % der Larven II aus der unmittelbaren Umgebung der Duftquelle geflüchtet. Dagegen hatten in der gleichen Zeit nur 43,8 % der Larven V und lediglich 37,9 % der Imagines den Mittelkreis verlassen.

Larven I:

Bei 67,2 % der Larven I beobachtete ich innerhalb der ersten 10 Sekunden Laufbewegungen. Auch dieses Ergebnis stützt, natürlich eingeschränkt durch die ungleiche Bewertungsnorm, die oben aufgezeigte Tendenz.

4. Vorläufige Untersuchungen zur Chemie des Alarmpheromons

Mit Hilfe des oben verwendeten Biotests kann auch die chemische Untersuchung des Alarmpheromones vorangetrieben werden. Einige vorläufige Untersuchungen brachten bisher folgende Ergebnisse:

- Das Alarmpheromon ist leicht flüchtig. Filterpapierblättchen, die 15 Minuten nach Aufbringen des Sekrets Wanzen angeboten wurden lösten nur noch schwaches, 1 Stunde nach Aufbringen kein Alarmverhalten mehr aus.
- Das Sekret ist gut in Äthanol löslich.
- Fällungsversuche mit Dinitrophenylhydrazin verliefen positiv. Zu diesem Zwecke zerquetschte ich 3 Drüsen aus Exuvien, oder Drüsensäckchen, die ich narkotisierten Larven entnommen hatte in 5 ml absol. Alkohol. Dieser Extrakt wurde in 0,2 prozentige salzsaure Dinitrophenylhydrazinlösung eingetropft. Nach ca. 2 Minuten fiel ein hellgelber, wenig später ein rötlicher Niederschlag aus. Die Fällung dieser Phenylhydrazone weist auf die Anwesenheit von Aldehyden hin.
- Geringe Mengen (5 μ l) der synthetischen Aldehyde Hexanal und Octanal, auf kleinen Filterblättchen dargeboten, lösten bei Feuerwanzen Alarmverhalten aus.

5. Diskussion:

Der typische, für die menschliche Nase unangenehme Geruch, den viele Wanzenarten verströmen, wenn sie gereizt werden, wurde von vielen Autoren als Abwehrsekret gegen Fraßfeinde beschrieben (D.F. WATERHOUSE et al. 1961; H. REMOLD 1962; B.T. MC. CULLOUGH 1973; H. SCHILDKNECHT 1963). H. REMOLD (1962) zeigte, daß diese Repellentwirkung vor allem gegenüber kleineren Arthropoden z.B. Formicidae und Carabeidae von Bedeutung ist. Die Drüsensekrete wirken als Kontaktgifte, die angreifende Insekten schon nach kurzer Zeit paralysieren können.

Nach den Untersuchungen von D.H. CALAM u. A. YOUDEOWEI (1968) hat das Sekret der 3. dorsoabdominalen Drüse bei Dysdercus intermedius eine Doppelwirkung. Zum Einen dient es als Repellent gegen Fraßfeinde, zum Anderen als "alerting Pheromone warning and dispersing other individuals in an aggregation". Auch dem Sekret der imaginalen Brustdrüsen sprachen die Autoren die gleiche Wirkung zu (D.H. CALAM u. G.C. SCOTT 1969). In beiden Drüsen wurden Hex - 2 - en - 1 al und Hexanal als für die Alarmreaktion verantwortliche Stoffe analysiert.

Auch Cimex lectularius verfügt über Sekrete, die die oben erwähnte Doppelwirkung haben. Wie von H.Z. LEVINSON et al. (1974) nachgewiesen, sind es auch hier die ungesättigten Aldehyde Hexenal und Octenal, die das Alarmverhalten auslösen. Ähnliche Resultate sind bei Larven von Eurydema rugosa, E. pulchra und Nezara viridula bekannt. Hier wurde jedoch nur Hexenal als Alarmstoff gefunden (T. ISHIWATARI 1974). Meine Versuche ergaben, daß auch bei P. apterus das Sekret der 3. larvalen Drüse und Inhaltstoffe der methathorakalen Drüsen der Imagines bei arteigenen Individuen Alarmverhalten hervorrufen. Nachdem aus den Sekreten der 3. Drüsen Dinitrophenylhydrazon ausgefällt werden konnten, ist es sehr wahrscheinlich, daß auch hier Aldehyde das Alarmverhalten auslösen. Diese Annahme wird dadurch gestützt, daß synthetische Alde-

hyde z.B. Hexenal und Octanal in sehr geringen Mengen (5 μ l) alarmierend auf P. apterus wirken. Das Alarmpheromon konnte sowohl in Freilandversuchen, als auch im Biotest an "künstlich" erzeugten Aggregationen eine schnelle Auflösung der Cluster und Zerstreuung der Wanzen bewirken. Zusammen mit der Repellententwicklung der Drüsensekrete gegenüber angreifenden Insekten (M. REMOLD 1962; R. SCHUHMACHER 1971) verfügen die Feuerwanzen damit über einen wirkungsvollen Doppelschutz vor Angreifern.

Im Hinblick auf diese Schutzwirkung ist auch die schnellere Reaktion der kleineren Larvenstadien bei Einwirkung des Alarmstoffes zu verstehen. Die kleinen, langsamen Tiere müssen früher reagieren als die größeren und schnelleren um einen vergleichbaren Schutz gegen Angreifer zu erzielen. In diese Überlegungen sind auch die Versuche und Theorien F. HEIKERTINGERS (1918, 1922) mit einzubeziehen. Er stellte fest, daß viele Wanzenarten von Insektenfressern - es handelte sich hauptsächlich um Vögel - gefressen werden; "relativ am ehesten verschont blieben die grellfarbigen", darunter auch P. apterus. HEIKERTINGER stellte das Prinzip der Ungewohntfärbung auf. Dies bedeutet: Was dem Räuber fremd und auffällig erscheint lehnt er, auch wenn es genießbar ist, vorerst ab. Die Auffälligkeit des Farbkleides von P. apterus nimmt, meiner Ansicht nach, für das menschliche Auge, vom Imago zum ersten Larvenstadium hin ab. Parallel dazu dürfte auch ein Schutz durch Ungewohntfärbung vermindert werden. Eine entgegengesetzt laufende Erhöhung der Reaktivität auf das Alarmpheromon wäre biologisch überaus sinnvoll.

G. UNTERSUCHUNGEN ZUM SEXUALVERHALTEN VON P. APTERUS

Einführung:

Beobachtet man Feuerwanzenpopulationen während der Kopulationsperiode, so erscheint es als ob die Männchen bei ihren Kopulationsversuchen nicht zwischen Männchen und Weibchen unterscheiden können, da häufig auch an Geschlechtsgenossen Kopulationsversuche unternommen werden.

Auch H. HELLMWIG und W. LUDWIG (1951) kamen in ihrer Untersuchung zur Arterkennung bei Insekten zu diesem Schluß.

J. ZDAREK (1970) konnte diese Auffassung nicht bestätigen, denn er stellte fest, daß Männchen nur dann wahllos kopulierten, wenn keine aktiven Weibchen vorhanden waren. Er nimmt an, daß die Weibchen auf Grund eines spezifischen Duftes erkannt werden.

Durch meine Arbeit wollte ich versuchen dieses Problem weiter aufzuklären.

I. Beschreibung des Kopulationsverhaltens

Nach J. Zdarek (1970) werden die Wanzenmännchen am 3 - 5 Tag nach der Imaginalhäutung kopulationsaktiv. Die Aktivität bleibt dann während des weiteren Lebens gleich hoch.

Die weibliche Kopulationsbereitschaft und die Attraktivität der Weibchen für die Männchen beginnt nach dem 3. imaginalen Lebenstag langsam anzuwachsen und erreicht am Tag vor der Eiablage ein Maximum. Am Tag der Eiablage sinkt die Kopulationsbereitschaft stark ab. Zwischen weiteren Eiablageterminen erreicht sie jeweils erneut ein Maximum (J. ZDAREK 1970).

Der aktive Partner bei der Paarung ist immer das Männchen. Es nähert sich dem Weibchen, verlangsamt oftmals in geringer Entfernung zum Weibchen seine Bewegungen, um dann plötzlich schnell und ruckartig aufzureiten. Auf dem Weibchenrücken festgeklammert, betriillert das Männchen sehr rasch und intensiv die weibliche Kopf- und Fühlerregion mit den Antennen. Gleichzeitig stülpt es seine Genitalkapsel aus, dreht sie, be-

zogen auf die Körperlängsachse um 180 Grad, um die Geschlechtsöffnung des Weibchens zu erreichen. Während das Männchen nun seitlich vom Rücken des Weibchens herabgleitet, bringt es zeitweise seinen gesamten Körper in heftige Vibrationsbewegungen und berührt dabei mit der Spitze seines Begattungsorganes die Valvae der weiblichen Geschlechtsöffnung. Wird diese vom Weibchen geöffnet, kann die Vereinigung stattfinden. Während der geschilderten Vorgänge hat das Männchen nie aufgehört die weibliche Vorderregion zu betrillern. Nun dreht es seinen Körper, um die Genitalverbindungsstelle als Hochachse, vom Weibchen weg und weist nun mit seinem Kopf in die entgegengesetzte Richtung wie das Weibchen (Abb. 15) Die Verbindung dauert meist 10 - 30 Stunden. Von Zeit zu Zeit sind weiterhin die schon erwähnten heftigen Vibrationsbewegungen sichtbar, die nun beide Tiere erschüttern. Ob diese jetzt



Abb. 15: Feuerwanzen bei der Kopulation (links: Weibchen; rechts: Männchen)

allein vom Männchen ausgehen oder von beiden Tieren erzeugt werden, war nicht zu klären.

Ist ein Weibchen nicht kopulationsbereit, so versucht es entweder zu fliehen oder es wirft das aufgerittene Männchen durch ruckartige Schüttelbewegungen wieder ab. Wiederholt konnte ich beobachten, daß aktive Männchen bevorzugt an einem Weibchen, das sich schon in Kopula mit einem anderen Männchen befand, Kopulationsversuche unternahmen. Recht häufig sind auch Kopulationsversuche von Männchen an männlichen Artgenossen.

II. Die Reaktion kopulationsbereiter Männchen gegenüber verschiedenen Testobjekten.

Um das Verhalten aktiver Männchen genau zu analysieren, sollten diesen unterschiedlich attraktive Testobjekte angeboten werden. Zur quantitativen Erfassung selbst feiner Verhaltensunterschiede wurden die Versuche wie folgt durchgeführt.

1. Methode:

Kernstück der Versuchsanordnung war eine elektronische Waage (M. RENNER, T. HEINZELLER, A. WACHINGER), die über einen Meßverstärker (Hottinger KWSII - 5) an einen Kompensationschreiber (Servogor S) angeschlossen wurde. Die Waagschale - sie bestand aus einem runden Kunststoffwägetellerchen mit auswechselbarer Filterpapierauflage - war auf dem Lastknopf eines weglosen Aufnehmers (Typ Q 11 der Fa. Hottinger Balduin Meßtechnik) befestigt.

Versuchsraum war eine Rundarena, bestehend aus zwei übereinandergestellten Plastikringen (Durchm. 200 mm; Höhe 50 mm), zwischen die ein auswechselbarer Filterpapierboden eingelegt wurde. In jedem Filterpapierboden hatte ich eine kreisrund Öffnung (Durchm. 50 mm) eingeschnitten. Der äußere Rand dieser Öffnung war 20 mm von der Arenawand entfernt (Abb.16.) Die Arena stand auf einer Hebebühne und konnte so auf die

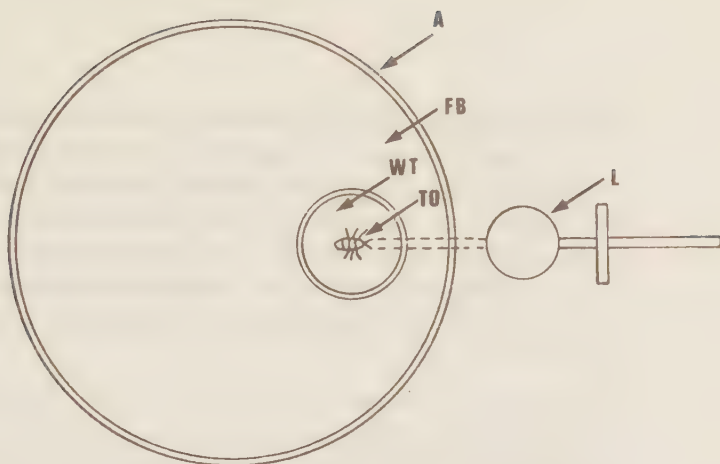


Abb. 16: Versuchsaufbau des Waageversuchs. A = Arenabegrenzung; FB = Filterpapierboden; WT = Wägetellerchen; TO = Testobjekt; L = Lastknopf; (s.S. 68).

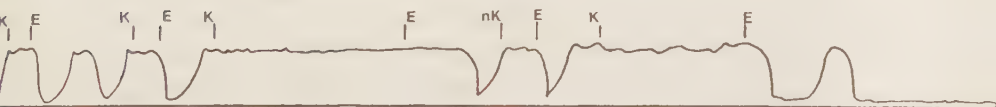


Abb. 17: Graph eines Einzelversuchs: Kopulationsbereites Männchen gegen totes kopulationsbereites Weibchen als Testobjekt. nK = normaler Kontakt; K = Kopulationsversuch; E = Ende; (s.S. 70).

elektronische Waage abgesenkt werden, daß das Wägetellerchen genau in die Bodenöffnung passte und auf diese Weise praktisch zu einem Teil der Arenabodenfläche wurde. In der Mitte des Wägetellerchens klebte ich das jeweilige Testobjekt fest. Jedes Betreten des Wägetellerchens durch ein Versuchstier, das sich dem auf dem Tellerchen befestigten Testobjekt näherte, wurde vom Kompensationsschreiber (Vortrieb 60 mm/min) aufgezeichnet. Bei jedem Test setzte ich ein einzelnes Versuchstier in die Arenamitte ein. Vorversuche hatten gezeigt, daß die Zeitdauer zwischen dem Einsetzen und dem ersten Kontakt mit dem Testobjekt bei den einzelnen Versuchstieren sehr

differierte. Deshalb wurde als Versuchsbeginn der erste Kontakt mit dem Testobjekt festgesetzt. Jeder Versuch dauerte 10 Minuten lang. Während der gesamten Versuchsdauer wurde das Versuchstier beobachtet, so daß wichtige Einzelheiten wie zB. Beginn und Ende eines Kopulationsversuches koinzident auf den Registrierbahnen vermerkt werden konnten. (Abb. 17). Anhand der Kurven konnte folgendes festgestellt werden:

- Gesamtaufenthaltszeit beim Testobjekt
- Durchschnittliche Aufenthaltszeit/Versuchstier
- Gesamtzahl der Kontakte (jeder Schreiberausschlag zählte als Kontakt)
- Gesamtdauer der Kopulationsversuche
- Durchschnittliche Dauer der Kopulationsversuche/Versuchstier
- Gesamtzahl der Kopulationsversuche
- Gesamtdauer des normalen Kontaktverhaltens
- Durchschnittliche Dauer des normalen Kontaktverhaltens/Versuchstier

Ein Kontakt galt erst dann als Kopulationsversuch, wenn beim Aufreiten die Genitalkapsel ausgestülpt wurde.

Unter normalem Kontaktverhalten ist zu verstehen:

Betasten mit den Antennen und dem Rostrum, Aufsteigen.

Bei Anstichversuchen mit dem Rüssel trennte ich die Versuchstiere mit einem Pinsel vom Testobjekt, ließ den Versuch jedoch dann weiterlaufen.

Dienten tote Weibchen als Testobjekt so verschloß ich die Genitalöffnungen mit Paraffin um ein Einführen des Genitalorgans zu verhindern. Es hatte sich gezeigt, daß die Männchen mit toten Weibchen kopulieren konnten.

Versuchstiere waren in allen Fällen kopulationsbereite Männchen. Ihr Verhalten wurde gegen 4 verschiedene Testobjekte getestet.

TO. 1: Frisch getötete, (Kälteschock) kopulationsbereite⁺
Weibchen

TO. 2: Frisch getötete (Kälteschock) Weibchen in Diapause
(s.S. 41)

TO. 3: Frisch getötete (Kälteschock) Männchen in Diapause

TO. 4: Extrahierte, duftfreie Wanzenkörper (s.S. 39)

Mit jedem Testobjekt wurden 20 Einzelversuche durchgeführt.

2. Ergebnisse:

In Tabelle 19 und Abb. 18 sind die Ergebnisse zusammengefaßt. Summiert man die Zeiten sämtlicher Einzelkontakte aller 20 Versuchstiere pro Testobjekt, so erhält man die Gesamtaufenthaltszeit (Tab. 19, Spalte 3). Es zeigte sich, daß die aktiven Männchen eindeutig mehr Zeit bei kopulationsbereiten Weibchen (TO. 1) verbrachten als bei jedem der anderen Testobjekte (7011 sek = 58,4 % der Gesamtversuchszeit). Die Reaktion auf Weibchen in Diapause (TO. 2) war nur geringfügig stärker als die gegenüber Männchen (TO. 3), während extrahierte Wanzenkörper (TO. 4) kaum beachtet wurden.

Vergleicht man nun die durchschnittlichen Aufenthaltszeiten der einzelnen Versuchstiere bei den verschiedenen Testobjekten, (Tab. 19, Spalte 4) so wird, wie erwartet, TO. 1 hochsignifikant bevorzugt ($p < 0,001$). Die Versuchstiere unterscheiden jedoch nicht signifikant zwischen TO. 2 und TO. 3. Da die Männchen meist sehr lange ohne Unterbrechung bei den toten kopulationsbereiten Weibchen blieben, liegt die Zahl der Gesamtkontakte bei TO. 1 am niedrigsten. Die anderen, weniger attraktiven Testobjekte wurden dagegen kürzer, dafür aber öfter besucht.

Betrachtet man getrennt die rein auf Kopulationsversuche verwendete Zeit, so ergibt sich auch hier für TO. 1 der höchste Wert. Dabei entfallen auf die Kopulationsversuche

⁺Es wurden Weibchen verwendet, die sich in Kopulation befanden. Die Pärchen trennte ich erst kurz vor der Verwendung der Weibchen.

Test-Objekt	Vars. Zeit(s)	Gesamtkontakte			Kopulationsversuche			Normale Kontakte		
		Zeit total	Zeit pro Vers. Tier	Anzahl	Zeit total	Zeit pro Vers. Tier	Anzahl	Zeit total	Zeit pro Vers. Tier	Anzahl
1	12000	7011	350,5 ± 206,7	73	5310	265,5 ± 199,3	52	242	12,1 ± 20,2	14
2	12000	3095	154,7 ± 95,8	103	524	26,2 ± 54,9	15	1974	98,7 ± 64,3	68
3	12000	2545	127,2 ± 89,8	103	173	8,6 ± 14,1	8	1630	81,5 ± 75,0	60
4	12000	561	28,0 ± 16,2	102	-	-	-	137	6,8 ± 6,1	34

Tab. 19. Verhalten kopulationsbereiter Männchen gegenüber verschiedenen Testobjekten im Waageversuch. (s. S. 70 u. 71).

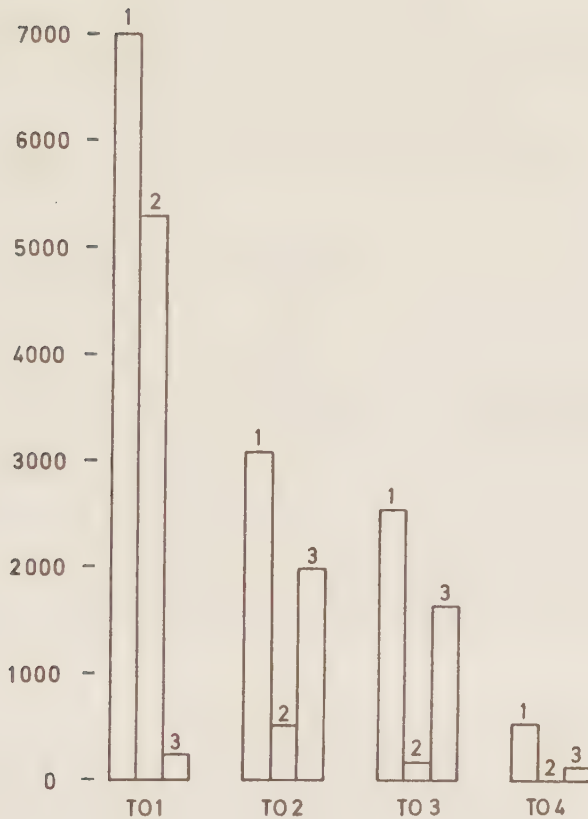


Abb. 18: Verhalten kopulationsbereiter Männchen gegenüber verschiedenen Testobjekten. Säule 1 = Gesamtzeit (sek) bei den jeweiligen Testobjekten. Säule 2 = Gesamtdauer der Kopulationsversuche. Säule 3 = Gesamtdauer der normalen Kontakte. TO = Testobjekt (s.S. 71).

5130 Sekunden; dies entspricht 75,7 % der Gesamtkontaktzeit (Tab. 19, Sp. 6). Kopulationsversuche an Weibchen in Diapause nahmen dagegen nur 16,9 % (524 sek.) an Männchen 7,03 % (173 sek.) der Gesamtkontaktzeit in Anspruch. An TO. 4 konnte ich keine Kopulationsversuche beobachten.

Auch die durchschnittliche Dauer der Kopulationsversuche (Tab. 19, Sp. 7) zeigt, daß an TO. 1 signifikant länger Paarungsversuche unternommen wurden als an den anderen Objekten ($p < 0,001$). Zwar liegt auch die Kopulationsversuchsdauer bei Weibchen in Diapause höher als bei Männchen, jedoch lassen sich die Werte nicht signifikant unterscheiden.

Neben der Kopulationsaktivität zeigten die Versuchstiere auch Verhaltensweisen, wie sie bei der Bildung eines Clusters oder beim Aufeinandertreffen zweier Wanzen zu beobachten sind (normales Kontaktverhalten). Die Ergebnisse (Tab. 19, Sp. 9) machen deutlich, daß normales Kontaktverhalten wesentlich häufiger und länger in den Versuchen mit TO. 2 und TO. 3 zu verzeichnen war als mit TO. 1. Die Durchschnittskontaktzeit lag hier bei TO. 2 und TO. 3 signifikant höher als bei TO. 1 und TO. 4 ($p < 0,001$). Zwischen TO. 2 und TO. 3 bestand kein signifikanter Unterschied (Tab. 19, Sp. 10).

III Diskussion:

Nach H. HELLWIG und W. LUDWIG (1951) wird das Kopulationsverhalten der Männchen von P. apterus optisch durch bewegte Objekte ausgelöst; außerdem soll ein geschlechtsunspezifischer Duft vorhanden sein. Die Männchen können jedoch nach Ansicht der Autoren bei der Kopula nicht zwischen Weibchen und Männchen unterscheiden.

J. ZDAREK (1970) zeigt, daß auch geblendete Tiere kopulieren können. Er wies weiter nach, daß Wanzenmännchen ohne die olfaktorischen Rezeptoren auf den Antennen nicht mehr kopulieren und geht davon aus, daß möglicherweise ein weibliches Sexual-

pheromon vorläge.

In meiner Versuchsanordnung konnte das Verhalten kopulationsaktiver Männchen gegenüber verschiedenen Testobjekten aufgeschlüsselt und ausgewertet werden. Es zeigte sich, daß Männchen Kopulationsversuche sowohl an kopulationsbereiten Weibchen, an Weibchen in Diapause sowie an Männchen unternehmen. Es bestehen jedoch hochsignifikante Abstufungen sowohl in der Intensität (Dauer) als auch in der Häufigkeit der Kopulationsversuche. Kopulationsbereite Weibchen sind wesentlich attraktiver als alle anderen Testobjekte und lösen bevorzugt Kopulationsreaktionen aus, während Männchen und Weibchen in Diapause im wesentlichen normales Kontaktverhalten entgeggebracht wird. Da eine optische Unterscheidung der einzelnen Testobjekte unwahrscheinlich ist, muß auf Grund der eindeutigen Bevorzugung der kopulationsbereiten Weibchen auf die Wirkung eines weiblichen Sexualpheromons geschlossen werden. Da die aktiven Männchen immer erst in sehr kurzer Entfernung (1 - 2 cm) zum kopulationsbereiten Weibchen mit typischem Kopulationsverhalten reagieren ist anzunehmen, daß das Pheromon ausschließlich zur Nahorientierung dient.

Weibliche Sexualpheromone wurden bis heute erst bei wenigen Wanzenarten nachgewiesen. Bei den Miridae Lygius leneolaris (A.C. SCALES 1968) und Distantiella theobroma (A.B.S. KING 1973) wurden Männchen in Feldversuchen durch weibliche Duftstoffe angelockt. W.F. BALDWIN et al. (1971) berichtete von einem Duftstoff, der in der näheren Umgebung kopulierender Paare von Rodnius prolixus auftritt und Männchen sexuell stimuliert. Den gleichen Effekt konnte auch A.M. BRUNT (1971) bei Dysdercus fasciatus feststellen. Nach meinen Beobachtungen bei P. apterus reagieren auch hier aktive Männchen oft besonders stark auf Pärchen in Kopula. Es ist anzunehmen, daß dabei besonders hohe Konzentrationen des weiblichen Sexualpheromons freigesetzt werden.

In der letzten Zeit wurde bei einigen Wanzenarten männliche Sexuallockstoffe entdeckt, die Weibchen aus größeren Entfer-

nungen anlocken können (W.L. MITCHELL u. R.F.L. MAN 1971; K. UBIK et al. 1975; J.R. ALDERICH et al. 1976). Ähnliche Phänomene konnte ich bisher bei Feuerwanzen nicht nachweisen.

Ich habe im Rahmen dieser Arbeit keine weiteren Versuche unternommen um das weibliche Sexualpheromon zu isolieren bzw. den Ort der Pheromonproduktion aufzuklären.

H. EINIGE ÜBERLEGUNGEN ZUR BIOLOGISCHEN BEDEUTUNG DER FEUER- WANZENAGGREGATIONEN

Meine Untersuchungen haben ergeben, daß viele Faktoren auf das Aggregationsverhalten von P. apterus einwirken. Exogene Einflüsse wie Temperatur, Licht und Substratbeschaffenheit bilden, im Zusammenspiel mit sozialen Wechselbeziehungen, die durch mechanische, optische und chemische Stimuli geregelt werden, ein komplexes Regelsystem für die Aggregation.

Obwohl sich diese Arbeit größtenteils mit Versuchen und Beobachtungen an Zuchttieren befaßt, sollten doch einige Gedanken über die biologische Bedeutung der Cluster erlaubt sein.

Feuerwanzen leben vom Augenblick des Schlüpfens an bis zum Beginn der Kopulationsperiode in Aggregationen. Durch diesen engen Zusammenschluß ist eine hohe Reproduktionsrate gewährleistet, da sich die Geschlechtspartner leicht finden.

Da die Aggregationen immer in der Nähe von Wirtspflanzen beobachtet werden, ist natürlich auch der Gedanke an eine "Fraßgesellschaft" naheliegend. Auffallend war in diesem Zusammenhang, daß Feuerwanzen bevorzugt in Gruppen an einem Lindensamen saugten. Ähnliches berichtet J. BONGERS (1968) von Oncopeltus fasciatus. Er sieht den biologischen Sinn des gemeinsamen Saugens in der Nutzbarmachung eines einmal gefundenen Samens für möglichst viele Individuen. Außerdem folgert er, daß durch die gemeinsame Speichelinjektion der Sameninhalt

schneller und vollständiger aufgeschlossen werden könnte.

Ein wesentlicher exogener Faktor, der auf die Clusterbildung einwirkt, ist die Temperatur bzw. der Einfluß von Strahlungswärme. Es ist denkbar, daß die Aggregationen in gewissem Maße der Temperaturregulation dienen. Bei sinkenden Temperaturen könnte durch die Clusterbildung die Abkühlung der Einzeltiere verlangsamt werden. Durch Absorption und Speicherung von Wärmestrahlung kann im Clusterinneren eine, im Vergleich zur Umgebung höhere Temperatur erreicht werden.

Auch zur Verminderung des Wasserverlustes der einzelnen Wanzen durch Transpiration, wie von A. YOUNG (1967) bei der Baumwollwanze diskutiert, könnte die Aggregation beitragen.

Eine ganz wesentliche Bedeutung hat die Aggregation meiner Ansicht nach als Schutzfunktion. Nach H. REMOLD (1962) wirken die Drüsensekrete der Wanzen als "Repellent" gegen Fraßfeinde, insbesondere Arthropoden. Fütterungsversuche mit verschiedenen Insektenfressern (Vögel, Amphibien, Reptilien) zeigten jedoch, daß Feuerwanzen ohne weiteres und wiederholt gefressen wurden. In meinen Untersuchungen konnte die Wirkung eines Alarmpheromones nachgewiesen werden, das zur schnellen Auflösung einer Aggregation führt. Wird ein Tier angegriffen oder erbeutet, so können die Artgenossen, durch das Pheromon alarmiert, entkommen. Es ist denkbar, daß dem Angreifer durch die kollektive Flucht zusätzlich erschwert wird eine weitere Wanze zu erbeuten, da er sich nicht auf ein Einzeltier konzentrieren kann.

Noch ein weiterer Aspekt ist im Zusammenhang mit der Schutzfunktion der Clusterbildung vielleicht von Bedeutung: Eine einzelne Feuerwanze wird von einem insektenfressenden Feind mit Sicherheit leicht als Beute erkannt und löst, vor allem wenn sie sich bewegt, die Fanghandlung aus. Ein Wanzencluster aber, der sowohl Bewegung als auch Gestalt eines Insekts vermissen läßt und zudem auffällig gefärbt ist, wird möglicherweise schwieriger bzw. überhaupt nicht als Beute erkannt.

Nicht zuletzt wird durch die Aggregation auch die Verteilung der Feuerwanzen in einem Areal auf eine relativ kleine Fläche beschränkt. Nach T. EISNER und F.C. KAFATOS (1962) wird die potentielle Zahl der Feinde, besonders die der meist reviergebundenen Vögel, durch die Aggregation von Insekten in einem bestimmten Areal, herabgesetzt. Auch dies kann als Schutzfunktion der Aggregation angesehen werden.

I. ZUSAMMENFASSUNG

Ziel dieser Arbeit war, das Aggregationsverhalten der Feuerwanze zu untersuchen. Neben einigen exogenen Faktoren, die die Clusterbildung beeinflussten, galt das Interesse interspezifischen Kommunikationsmöglichkeiten die bei der Aggregation eine Rolle spielten. Verhaltenstests und Beobachtungen erbrachten folgende Ergebnisse:

Der Aggregationsgrad von P. apterus ist im Laufe der Ontogenese starken, vom Häutungstermin abhängigen, Schwankungen unterworfen. Entzug von Nahrung und Wasser läßt die Aggregationsbereitschaft absinken. Visuelle, taktile und olfaktorische Stimuli spielen bei der Aggregation eine Rolle. Die Erhöhung der Individuendichte beschleunigt die Clusterbildung und steigert den Aggregationsgrad.

Feuerwanzen aggregieren bevorzugt an stark erwärmten Plätzen der Umgebung. Unter dem Einfluß von Strahlungswärme wird im Clusterinneren eine gegenüber der Umgebung erhöhte Temperatur festgestellt. Starke Lichtstrahlung ohne Wärme führt zu Auflösung der Aggregation. In einer uniformen Umgebung hat die Erhöhung/Erniedrigung der Temperatur eine Abnahme/Zunahme des Aggregationsgrades zu Folge. Die Bedeutung der Clusterbildung bei der Temperaturregulation wird diskutiert.

Ein Aggregationspheromon lockt Larven des 1. und 2. Stadiums in einer Rundarena zum Ort der Duftquelle. Der in Dichlormethan

lösliche Duftstoff, wird gleichermaßen von Männchen, Weibchen und Larven produziert. Imagines bevorzugten in Wahlversuchen Attrappen auf pheromonbedufteten Rundfiltern gegenüber unbedufteten, konnten jedoch durch den Duftstoff nicht zu Aggregation gebracht werden. Mit hoher Wahrscheinlichkeit sind Sekretkomponenten der 1. und 2. dorsoabdominalen Drüsen an der Pheromonwirkung beteiligt.

Feuerwanzen reagieren auf das Sekret der 3. abdominalen Drüse der Larven, sowie auf Inhaltsstoffe der metathorakalen Drüsen von Imagines mit Alarm- und Fluchtverhalten. Das Alarmpheromon bringt in kurzer Zeit Cluster zur Auflösung. Die Reaktion auf den Duftstoff nimmt im Laufe der Ontogenese mit zunehmendem Alter der Wanzen ab. Vorläufige chemische Untersuchungen machen wahrscheinlich, daß Aldehyde das Alarmverhalten auslösen.

Quantitativ auswertbare Verhaltenstests zeigten, daß kopulationsbereite Männchen tote kopulationsbereite Weibchen, gegenüber anderen Testobjekten (tote Weibchen in Diapause, tote Männchen, Wanzenattrappen), eindeutig bevorzugten. Die Weibchen werden an einem, auf kurze Distanz wirksamen, Sexualpheromon erkannt.

LITERATURVERZEICHNIS

- ALDERICH, J.R., BLUM, M.S., DUFFY, S.S., FALES, H.M.: Male specific natural products in the bug, *Leptoglossus phyllopus*: Chemistry and possible function. *J. Insect Physiol.* 22, 1201-1206, 1976
- ALLEE, W.C.: Animal aggregation. A study in general sociology. Univ. Chicago Press, 394, 1931
- BALDWIN, W.F., KNIGHT, A.G., LYNN, K.R.: A sex pheromone in the insect *Rodnius prolixus* (Hemiptera: Reduviidae). *Can. Ent.* 103, 18-22, 1971
- BLUM, M.S.: Alarm pheromones. *Ann. Rev. Ent.* 14, 57-80, 1969
- BODENHEIMER, F.S., SCHENKIN, D.: Über die Temperaturabhängigkeit von Insekten. I. Über die Vorzugstemperatur einiger Insekten. *Z. vergl. Physiol.* 8, 1-15, 1928
- BONGERS, J.: Subsozialphänomene bei *Oncopeltus fasciatus* Dall. (Heteroptera, Lygaeidae). *Insectes Sociaux* 15, 309-317, 1968
- BOWERS, W.S., NAULT, L.R., WEBB, R.E., DULTY, R.S.: Aphid alarm pheromone: Isolation, identification, synthesis. *Science, N.Y.* 177, 1121-1122, 1972
- BRUNT, A.M.: The reproductive behaviour of *Dysdercus fasciatus* Signoret (Hemiptera, Pyrrhocoridae) in culture. *Ent. mon. Mag.* 107, 18-23, 1971
- BUTLER, C.G.: Insect pheromones. *Biol. Rev.* 42, 42-87, 1967
- CALAM, D.H., YOUNG, A.: Identification and functions of secretion from the posterior scent gland of fifth instar larva of the bug *Dysdercus intermedius*. *J. Insect Physiol.* 14, 1147-1158, 1968
- SCOTT, C.G.: The scent gland complex of the adult cotton stainer *Dysdercus intermedius*. *J. Insect Physiol.* 15, 1695-1702, 1969
- CHAPMAN, R.F.: Some temperature responses of nymphs of *Schistocerca gregaria* (Forsk.) with special reference to aggregation. *J. exp. Biol.* 32, 126-139, 1955
- The behaviour of nymphs of *Schistocerca gregaria* (Forsk.) (Orthoptera, Acrididae) in a temperature gradient, with special reference to temperature preference. *Behav.* 24, 284-317, 1965

- DEEGENER, P.: Die Formen der Vergesellschaftung im Tierreiche.
Veit u. Comp. Verlag Leipzig, 50-51, 1918
- DETHIER, V.G., BROWNE, B., SMITH, C.M.: The designation of chemicals in terms of the responses they elicit from insects. J. J. econ. Ent. 53, 134-136, 1960
- EDWARDS, L.J., SIDALL, J.B., DUNNHAM, L.L., UDEN, P., KISLOW, C.J.;
Trans- β -farnesene, alarm pheromone of the green peach aphid,
Myzus persicae (Sulzer). Nature Lond. 241, 126-127, 1973
- EGWUATU, R.J., TAYLOR, T.A.: Aspects of the spatial distribution
of *Acanthomia tomentosicollis* Stål (Heteroptera, Coreidae) in
Cajanus cajan (Pigeon Pea). J. econ. Ent. 69, 591-594, 1976
- EISNER, T., KAFATOS, F.C.: Defense mechanisms of arthropods. X. A
pheromone promoting aggregation in an aposematic distasteful
insect. Psyche, 69, 56-61, 1962
- ELLIS, P.E.: Social aggregation and gregarious behaviour in hop-
pers of *Locusta migratoria migratorioides* (R + F). Behav. 5,
225- 260, 1953
- Differences in social aggregation in two species of locusts.
Nature Lond. 178, 1007, 1956
- Learning and social aggregation in locust hoppers. Anim. Be-
hav. 7, 91-106, 1959
- The influence of some environmental factors on learning and
aggregation in locust hoppers. Anim. Behav. 11, 142-151, 1962
- FRAENKEL, G.S., GUNN, G.L.: The orientation of animals. Dover
Public Inc. New York, 189-215, 1961
- FREE, J.B., BUTLER, C.G.: An analysis of the factors involved in
the formation of a cluster of honeybees (*Apis mellifera*).
Behav. 7, 308-316, 1954
- HELLWIG, H., LUDWIG, W.: Versuche zur Arterkennung bei Insekten.
Z. Tierpsychol. 8, 456-462, 1951
- HENDRICI, H.: Die Hautdrüsen der Landwanzen (Geocorisae) I.
Zool. Jb. Abt. Anat. u. Ontog. 65, 141-228, 1938
- Die Hautdrüsen der Landwanzen (Geocorisae) II. Zool. Jb.
Abt. Anat. u. Ontog. 66, 371-402, 1940
- HENSON, W.R.: Laboratory studies on the adult behaviour of *Cono-
pthorus coniperda* (Schwaerz) (Coleoptera: Scolitidae). II. Ti-
gmotropic aggregation. Ann. Ent Soc. Am. 54, 811-819, 1961
- HERTER, K.: Untersuchungen über den Temperatursinn einiger In-
sekten. Z. vergl. Physiol. 1, 221-228, 1924

- HODEK, I.: Diapause in females of *Pyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera). Acta ent. Bohemoslav. 65, 422-435, 1968
- IBBOTSON, A., KENNEDY, J.S.: Aggregation in *Aphis fabae* (Scop.).
1. Aggregation on plants. Ann. appl. Biol. 38, 65-78, 1951
- ISHII, S., KUWAHARA, Y.: Aggregation of german cockroach, (*Blattella germanica*) nymphs. Experientia, 24, 88-89, 1968
- An aggregation pheromone of the german cockroach *Blattella germanica* L. Species specificity of the pheromone. Appl. Ent. Zool. 5, 33-41, 1970
- ISHIWATARI, T.: Studies on the scent of stink bugs (Hemiptera: Pentatomidae). Alarm pheromone activity. Appl. Ent. Zool. 9, 153-158, 1974
- Studies on the scent of stink bugs (Hemiptera: Pentatomidae). II. Aggregation pheromone activity. Appl. Ent. Zool. 11, 38-44, 1976
- KAUFMANN, T.: Observations on some factors which influence aggregation by *Blaps sulcata* (Coleoptera: Tenebrionidae) in Israel. Ann. Ent. Soc. Am. 59, 660-664, 1966
- KAY, R.H.: Behavioural components of pheromonal aggregation in *Aphis fabae* Scopoli. Physiological Ent. 1, 249-254, 1976
- KENNEDY, J.S.: The behaviour of the desert locust (*Schistocerca gregaria* (Forsk.)) in an outbreak centre. Trans. R. ent. Soc. Lond. 89, 358-542, 1939
- KIDD, N.A.C.: Aggregation in the lime aphid (*Eucallipterus tiliae* L.). 1. Leaf vein selection and its effect on distribution on the leaf. Oecologia (Berl.), 22, 299-304, 1976
- Aggregation in the lime aphid (*Eucallipterus tiliae* L.). 2. Social aggregation. Oecologia (Berl.), 25, 175-185, 1976
- KING, A.B.S.: Studies of sex attraction in the cocoa capsid *Distantiella theobroma* (Heteroptera: Miridae). Ent. exp. appl. 16, 234-254, 1973
- KISLOW, C.G., LUDLOW, A.: Repellent odour in aphids. Nature Lond. 235, 108-109, 1972
- LEVINSON, H.Z., BAR ILAN, A.R.: Function and properties of an assembling scent in the khapra beetle *Trogoderma granarium*. Riv. Parasitol. 28, 27-42, 1967
- Olfactory and tactile behaviour of the khapra beetle *Trogoderma granarium*, with special reference to its assembling scent. J. Insect. Physiol. 16, 561-572, 1970

- LEVINSON, H.Z., BAR ILAN, A.R.: Assembling and alerting scent produced by the bedbug *Cimex lectularius* L. *Experientia*, 27, 102-103, 1971
- The dual function of the assembling scent of the female khapra beetle *Trogoderma granarium*. *Nat.* 7, 352-353, 1973
- LEVINSON, A.R., MASCHWITZ, U.: Action and composition of the alarm pheromone of the bed bug *Cimex lectularius* L. *Nat.* 61, 684-685, 1974
- LEVINSON, A.R., MÜLLER, B., STEINBRECHT, R.A.: Structure of sensilla, olfactory perception and behaviour of the bedbug *Cimex lectularius*, in response to its alarm pheromone. *J. Insect Physiol.* 20, 1231-1248, 1974
- LONG, D.B.: Observations on subsocial behaviour in two species of lepidoptera larvae, *Pieris brassicae* L. and *Plutella gamma* L. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 106, 431-437, 1955
- MC. CULLOUGH, B.T.: Chemical analysis of the defensiv scent fluid from the bug *Mozena obtusa* (Hemiptera: Coreidae). *Ann. Ent. Soc. Am.* 66, 231, 1973
- MARX, R.: Über die Wirtsfindung und die Bedeutung des artspezifischen Duftstoffes bei *Cimex lectularius* L. *Z. Parasitenk.* 17, 41-73, 1955
- MASCHWITZ, U.W.: Alarm substances and alarm behaviour in social insects. *Vitamines a. Hormones*, 24, 267-290, 1966
- MASSE, A.M.: In search of *Pyrrhocoris apterus* in Devonshire. *Ent. mon. Mag.* 90, 45, 1954
- MAYER, P.: Anatomie von *Pyrrhocoris apterus* L. *Arch. Anat. Physiol. u. wiss. Medizin*, 313-347, 1874
- MEISSNER, O.: Einige Bemerkungen über *Pyrrhocoris apterus*. *Ent. Jhrb.* 1908, 175
- MICHALK, O.: Die Wanzen (Hemiptera Heteropoda) der Leipziger Tieflandbucht und der angrenzenden Gebiete. *Sitzungsber. Naturf. Gesell. Leipzig*, 63/64, 15-188, 1938
- MITCHELL, W.C., MAN, R.F.: Response of the female southern green stink bug and its parasite *Trichopoda pennipes*, to male stink bug pheromones. *J. econ Ent.* 64, 865-859, 1971
- NORRIS, M.J.: Laboratory experiments on gregarious behaviour in ovipositing females of the desert locust (*Schistocerca gregaria* (Forsk.)). *Ent. exp. appl.* 6, 279-303, 1963

- REMOLO, H.: Über die biologische Bedeutung der Duftdrüsen bei den Landwanzen (Geocorisae). Z. vergl. Physiol. 45, 636- 694, 1962
- RENCE, B., LOHER, R.: Contact chemoreceptive sex recognition in the male cricket *Teleogryllus commodus*. Physiological Ent. 2, 225-236, 1977
- RENNER, M., HEINZELLER, T., WACHINGER, A.: Über die Saugleistung der Bienen. In Vorbereitung
- SAREL-WITFIELD, F.G.: The sudan millet bug *Agonoscelis versicolor* F. Bull. ent. Res. 20, 73, 1929
- SCALES, A.C.: Female tarnished plant bugs attract males. J. econ. Ent. 61, 1466-1467, 1968
- SCHILDKNECHT, H.: Abwehrstoffe der Arthropoden, ihre Isolierung und Aufklärung. Angew. Chemie, 75, 762-771, 1963
- SCHUHMACHER, R.: Zur funktionellen Morphologie der imaginalen Duftdrüsen zweier Landwanzen IV. Z. wiss. Zool. 183, 83-96, 1971
- SCHWOERBEL, W.: Beobachtungen und Untersuchungen zur Biologie einiger einheimischer Wanzen. Zool. Jhrb. (Syst.) 84, 329-354, 1956
- SEIDEL, F.: Die Geschlechtsorgane in der embryonalen Entwicklung von *Pyrrhocoris apterus*. Z. Morph. Ökol. Tiere, 1, 429-506, 1924
- SHOREY, H.H.: Behavioural responses to insect pheromones. Ann. Rev. Ent. 18, 349-380, 1973
- STEIN, G.: Über den Feinbau der Duftdrüsen von Feuerwanzen (*Pyrrhocoris* L. *Geocorisae*). I. Zur funktionellen Morphologie der Drüsenzelle. Z. Zellforsch. 75, 501-516, 1966 b
- Über den Feinbau der Duftdrüsen von Feuerwanzen (*P. apterus* L. *Geocorisae*). Die 2. larvale Abdominaldrüse. Z. Zellforsch. 79, 49-63, 1967
- TAMAKI, G., BUTT, B.A., LANDIS, B.J.: Arrest and aggregation of male *Myzus persicae*. Ann. Ent. Soc. Am. 63, 955-960, 1970
- TANNERT, W., HIEN, B.C.: Nachweis und Funktion eines "Versammlungsduftstoffes" und eines "Alarmduftstoffes" bei *Blaps mucronata* Latr., 1804/Coleopt.-Tenebrionidae. Biol. Zbl. 92, 601-612, 1973
- HIEN, B.C.: Nachweis und Funktion eines "Repellent pheromones" der Larven von *Trogoderma granarium* Everts (Coleoptera-Dermestidae). Zool. Jhrb. Physiol. 80, 69-81, 1976

- TISCHLER, W.: Zur Biologie der Feuerwanze (*Pyrrhocoris apterus*)
Zool. Anz. 163, 392-396, 1959
- UBIK, K., VRKOK, J., ZDAREK, J., KONTEV, C.: Vanillin: Possible sex pheromone of an insect. Nat. 62, 384, 1975
- UVAROV, B.: Grasshoppers and locusts. A handbook of general acridology Vol. 2. Univ. Press, Cambridge, 142-219, 1977
- VERHOFF, H.A., NAGELKERKE, C.J., JOSSE, E.N.G.: Aggregation pheromones in collembola. J. Insect Physiol. 23, 1009-1013, 1977
- VITE, J.P.: The aggregation pheromones of bark beetles: Progress and problems. Nat. 63, 550-555, 1976
- WAGNER, E.: Ist die Feuerwanze bei uns in der Ausbreitung begriffen? Beitr. Natk. Nieders. 4, 1-5, 1949
- WATERHOUSE, D.F., FORSS, D.A., HACKMAN, R.H.: Characteristic odour components of the scent of stink bugs. J. Insect Physiol. 6, 113-121, 1961
- WEBER, H.: Biologie der Hemipteren. Berlin, Verlag von Julius Springer 1930
- WIGGELSWORTH, V.D., GILETT, J.D.: The function of the antennae in *Rodnius prolixus* (Hemiptera) and the mechanism of orientation to the host. J. exp. Biol. 11, 120-139, 1934
- WILSON, E.O.: Insect societies. The Belknap Press of Harvard Univ. 1974
- Sociobiology. The new synthesis. The Belknap Press of Harvard Univ. 1975
- YOUNG, A.: Laboratory studies on the aggregation of feeding *Dysdercus intermedius* Distant (Heteroptera: Pyrrhocoridae) Proc. R. ent. Soc. Lond. (A), 41, 45-50, 1966
- Aggregation in *Dysdercus intermedius* Dist. (Heteroptera: Pyrrhocoridae). Ph. D. Thesis, Univ. Lond. 1967
- The reactions of *Dysdercus intermedius* (Heteroptera: Pyrrhocoridae) to moisture with special reference to aggregation. Ent. exp. appl. 10, 194-210, 1967
- The behaviour of a cotton stainer *D. intermedius* (Heteroptera: Pyrrhocoridae) in a temperature gradient and the effect of temperature on aggregation. Ent. exp. appl. 11, 68-80, 1968
- The behaviour of a cotton stainer *Dysdercus intermedius* Dist. (Heteroptera: Pyrrhocoridae) toward models and its significance for aggregation. Anim. Behav. 17, 232-237, 1969

- YOUDEQWEI, A., CALAM, D.H.: The Morphology of the scent glands of *Dysdercus intermedius* Distant (Hemiptera: Pyrrhocoridae) and a preliminary analysis of the scent gland secretions of the fifth instar larvae. Proc. R. ent. Soc. Lond. (A), 44, 38-44, 1969
- ZDAREK, J.: Mating behaviour in the bug, *Pyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera): Ontogeny and its environmental control. Behav. 37, 253-267, 1970

Danksagung

Herrn Prof. Dr. H. Autrum danke ich für die Überlassung eines Arbeitsplatzes.

Herrn Prof. Dr. M. Renner, der mir das Thema stellte, möchte ich für seine stets wohlwollende Hilfe meinen herzlichen Dank aussprechen.

Mein besonderer Dank gilt meinem Bruder Bernhard für seine Hilfe beim Tippen der Arbeit.

Lebenslauf

Am 29. Sept. 1948 wurde ich, Kurt Wolfgang Seifert, in Pähl Ldkr. Weilheim als Sohn von Johann und Eleonore Seifert geboren. Mein Vater ist Spielzeughersteller in Fischen am Ammersee. Seit 6. Sept 1975 bin ich mit Yvonne Lawaczek-Seifert, geb am 31. 5. 1952 in Flen/Schweden, verheiratet.

Die Volksschule besuchte ich in Fischen von 1954-1959; das Abitur erwarb ich 1968 am Gymnasium Tutzing.

Im Wintersemester 1968/69 immatrikulierte ich an der Ludwig-Maximilians-Universität München für die Fächer Biologie und Chemie. Im Herbst 1973 legte ich in diesen Fächern das Staatsexamen ab. Meine Doktorarbeit begann ich im März 1974 am Zoologischen Institut München bei Prof. Dr. M. Renner. Seit Juni 1976 bin ich beim Tiergesundheitsdienst Bayern, Fachabteilung Fischgesundheitsdienst angestellt.

